Série A, nº 2277.
Nº d'ordre : 3148.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Victor NIGON

1re THÈSE. — Les modalités de la reproduction et le déterminisme du sexe chez quelques Nématodes libres.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 17 juin 1948 devant la Commission d'examen.

M. M. Prenant..... *Président.*
M. A. Thomas..... } *Examinateurs.*
Mlle Cousin..... }

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120
1949

Série A, nº 2277.
Nº d'ordre : 3148.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Victor NIGON

1re THÈSE. — Les modalités de la reproduction et le déterminisme du sexe chez quelques Nématodes libres.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 17 juin 1948 devant la Commission d'examen.

M. M. Prenant..... *Président.*
M. A. Thomas..... } *Examinateurs.*
Mlle Cousin..... }

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120
1949

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen . . . . . M. J. CABANNES.

PROFESSEURS

MM.		
L. BLARINGHEM . .	T	Botanique.
G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
C. MAUGUIN	T	Minéralogie.
A. DENJOY.	T	Théorie des Fonctions et Topologie.
L. LUTAUD.	T	Géographie physique et géologie dynamique.
E. DARMOIS	T	Enseignement de Physique.
Robert LÉVY. . . .	T	Physiologie comparée.
Henri VILLAT. . . .	T	Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB	T	Géologie.
P. PASCAL	T	Chimie générale.
M. FRÉCHET	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.
Mme RAMART-LUCAS.	T	Chimie organique.
FOCH	T	Mécanique physique et expérimentale.
PAUTHENIER. . . .	T	Electrotechnique générale.
DE BROGLIE	T	Théories physiques.
JOB.	T	Chimie générale.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.
COMBES	T	Physiologie végétale.
GARNIER.	T	Géométrie supérieure.
PÉRÈS.	T	Mécanique rationnelle.
HACKSPILL.	T	Chimie minérale.
LAUGIER.	T	Physiologie générale.
TOUSSAINT.	T	Technique Aéronautique.
M. CURIE	T	Physique (P. C. B.).
G. RIBAUD.	T	Hautes températures.
CHAZY.	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.
H. GAULT	T	Chimie appliquée.
CROZE.	T	Physique théorique et physique céleste.
DUPONT.	T	Théories chimiques.
VALIRON.	T	Calcul différentiel et Calcul intégral.
BARRABÉ.	T	Géologie structurale et géologie appliquée.
VAVON.	T	Analyse et mesures chimiques.
G. DARMOIS	T	Mathématiques générales.
Jacques BOURCART .		Géographie physique et Géologie dynamique.
AUBEL.	T	Chimie biologique.
Mme JOLIOT-CURIE .	T	Physique générale et Radioactivité.
PLANTEFOL.	T	Botanique.
CABANNES	T	Recherches physiques.
GRASSÉ	T	Évolution des êtres organisés.
PRÉVOST.		Chimie organique.

MM.		
BOULIGAND.	T	Application de l'analyse à la Géométrie.
CHAUDRON.	T	Chimie.
WYART		Minéralogie.
TEISSIER.	T	Zoologie.
MANGENOT.	T	Biologie végétale.
P. AUGER	T	Physique quantique et relativité.
MONNIER		Physiologie générale.
PIVETEAU		Géologie.
ROCARD	T	Physique.
H. CARTAN.		Calcul différentiel.
SCHÆFFER	T	Physiologie des fonctions.
LAFFITTE		Chimie (P. C. B.).
FAVARD		Calcul des probabilités et Physique-Mathématique.
COULOMB.	T	Physique du globe.
Mlle COUSIN		Biologie animale (P. C. B.).
CHRÉTIEN		Chimie (P. C. B.).
DRACH.		Zoologie.
KASTLER.		Physique.
CHATELET	T	Arithmétique et théorie des nombres.
EPHRUSSI	T	Génétique
WURMSER	T	Biologie physico-chimique.
BAUER...	T	Chimie-Physique.
RIVIÈRE		Géologie (P. C. B.).
GAUTHERET		Biologie Végétale (P. C. B.).
LUCAS.		Physique.
Max MORAND . . .		Physique.
ARNULF		Optique appliquée.
A. THOMAS.		Évolution des êtres organisés.
SOLEILLET		Physique.
FORTIER.		Mécanique expérimentale des fluides.
DANJON.	T	Astronomie.
FROMAGEOT		Chimie Biologique.
LAPORTE.		Physique générale et Radioactivité.
JANET.		Mathématiques générales.
PETIT	T	Biologie maritime.
QUENEY	T	Météorologie et dynamique atmosphérique.
GALLIEN.		Biologie animale (P. C. B.).
EICHORN		Biologie végétale (P. C. B.).
DE CUGNAC		Biologie végétale (P. C. B.).
LAVAL		Physique (P. C. B.).
Mlle CAUCHOIS. . . .		Chimie-Physique.
THELLIER.		Physique du Globe.
AUDUBERT		Électrochimie.
L'HÉRITIER.		Génétique.

Secrétaire . . . . . Ch. MONIER.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

MODALITÉS DE LA REPRODUCTION ET DÉTERMINISME DU SEXE CHEZ QUELQUES NÉMATODES LIBRES

Par Victor NIGON

SOMMAIRE

Introduction, p. 2. — *Plan du travail,* p. 4.

PREMIÈRE PARTIE

MATÉRIEL ET MÉTHODES, p. 5.

1° *Techniques de récoltes,* p. 5. — 2° *Anatomie des* Rhabditides, p. 6. — 3° *Description des principales espèces étudiées,* p. 9. — 4° *Techniques d'élevage,* p. 13. — 5° *Le développement des* Rhabditides *dans les cultures,* p. 17. — 6° *Techniques de montage et de préparation,* p. 20. — 7° *Observation vitale,* p. 22.

DEUXIÈME PARTIE

LE MÉCANISME CHROMOSOMIQUE DE LA DÉTERMINATION DU SEXE CHEZ LES NÉMATODES, p. 23.

I. Connaissances actuelles sur la détermination du sexe chez les Nématodes, p. 23.

II. Le déterminisme du sexe chez les espèces gonochoriques, p. 25.

1° *La répartition des sexes,* p. 25. — 2° *Le cycle chromosomique,* p. 30.

III. Le déterminisme du sexe chez les espèces hermaphrodites, p. 36.

1° *La répartition des sexes,* p. 36. — 2° *Le cycle chromosomique,* p. 49.

IV. Le déterminisme du sexe chez une espèce pseudogame : *Rhabditis belari* n. nv., p. 55.

1° *Historique,* p. 55. — 2° *Cytologie de la gamétogenèse,* p. 57. — 3° *Le déterminisme du sexe,* p. 59. — 4° *La proportion des sexes,* p. 59. — 5° *Influence des facteurs chimiques sur la proportion des sexes,* p. 65.

V. Conclusions de la deuxième partie, p. 71.

1° *Les facteurs génétiques de la différenciation du sexe,* p. 72 : a. *Les hétérochromosomes,* p. 72 ; b. *Le rôle des autosomes,* p. 73. — 2° *La distribution des chromosomes dans les gamètes,* p. 75 : a. *La répartition des autosomes,* p. 75 ; b. *La ségrégation des hétérochromosomes,* p. 77 ; c. *La pseudogamie,* p. 79.

TROISIÈME PARTIE

LA DIFFÉRENCIATION DES CARACTÈRES SEXUELS, p. 84.

I. Morphologie de la différenciation sexuelle, p. 85.

1° *Différenciation de l'appareil génital,* p. 85. — 2° *Différenciation des gamètes.* p. 86. — 3° *Conclusion,* p. 91.

II. Données quantitatives sur le fonctionnement de l'ovaire, p. 92.

1° *Méthode d'étude et définitions préalables,* p. 92. — 2° *Facteurs de la fécondité,* p. 97.

III. La spermatogenèse des hermaphrodites chez *Rhabditis elegans*, p. 111,

IV. Conclusions de la troisième partie, p. 118.

1° *Les phases de la différenciation sexuelle,* p. 118. — 2° *La structure de l'ovaire,* p. 119. — 3° *Les processus automictiques dans l'évolution,* p. 119.

Summary, p. 121.

Index bibliographique, p. 128.

Explication des planches, p. 129.

INTRODUCTION (1)

Jusqu'à présent, les Nématodes ont offert au biologiste, pour l'étude de la reproduction sexuée, un matériel d'observation d'une valeur exceptionnelle. Malgré certaines difficultés, leur intérêt comme objet d'expérience ne m'a pas semblé moindre : le présent travail constitue, avant tout, un essai en vue d'utiliser les possibilités d'expérimentation qu'ils présentent.

Le premier problème qu'il fallait résoudre consistait dans le choix des espèces à étudier. Les Nématodes parasites offrent des difficultés particulières à cet égard, du fait des conditions rigoureuses de leur écologie. Les Nématodes libres, par contre, sont en général beaucoup moins exigeants et peuvent être élevés aisément dans les conditions du laboratoire. Parmi eux, les études antérieures ont montré que les *Rhabditides* sont les plus commodes, à la fois par la simplicité de leur élevage et grâce à leur multiplication abondante et rapide. Depuis Dujardin (1845), plusieurs auteurs les ont étudiés : les résultats de leurs travaux nous permettent,

(1) Je tiens à exprimer ici ma gratitude aux maîtres qui ont suivi mes travaux et auxquels je dois toute ma formation scientifique : MM. les professeurs Vandel et Grassé, qui m'ont successivement accueilli dans leurs laboratoires et m'ont offert les moyens matériels de poursuivre ces recherches. Je suis très reconnaissant à Mlle Cousin, à MM. les professeurs Prenant et Teissier pour les suggestions et les critiques dont ils m'ont fait bénéficier. Je remercie également tous ceux qui m'ont aidé en me prodiguant les ressources de leur science et en me permettant d'utiliser les installations de leurs laboratoires, et tout particulièrement MM. R.-Ph. Dollfus, B. Trouvelot, M. Vacher, ainsi que mes amis C. Thibault et E.-C. Dougherty. Je ne saurais oublier ceux qui m'ont aidé dans les tâches matérielles, M. Ritter et J. Rasser, ainsi que tout le personnel du Laboratoire d'Évolution.

dès maintenant, d'effectuer un classement parmi les types de reproduction de ces animaux.

La comparaison des différentes espèces de *Rhabditis* qui ont été examinées jusqu'à présent montre qu'elles se distinguent, dans leurs systèmes de reproduction, en deux points essentiels : d'une part, la différenciation sexuelle peut s'opérer de différentes manières ; d'autre part, l'œuf peut se développer suivant des processus variés.

La différenciation sexuelle conduit à la formation de trois types différents : mâles, femelles et hermaphrodites. Certaines espèces sont formées de mâles et de femelles, en proportions qui peuvent varier depuis l'égalité numérique des sexes jusqu'à la disparition presque complète des mâles. D'autres ne comprennent que des hermaphrodites et se reproduisent par autofécondation.

Quant au développement de l'œuf, il peut s'opérer de trois manières. Dans certaines espèces, il comporte une amphimixie normale, avec fusion des pronuclei mâle et femelle. Ailleurs la fécondation s'opère suivant un mode pseudogame : l'œuf doit être activé par la pénétration d'un spermatozoïde, mais ce dernier dégénère sans se transformer en pronucleus ; seul, le pronucleus femelle participe alors au développement, suivant un mode gynogénétique. Enfin, chez quelques espèces, l'œuf évolue selon un processus intégralement parthénogénétique, sans aucune stimulation extérieure.

L'indépendance réciproque de ces deux mécanismes, différenciation sexuelle et développement de l'œuf, permet plusieurs combinaisons. Ainsi, suivant leurs modes de reproduction, les différentes espèces de *Rhabditis* peuvent être réparties grossièrement en cinq groupes :

1° Espèces gonochoriques à développement amphimixique ;
2° Espèces gonochoriques à développement pseudogame ;
3° Espèces hermaphrodites à développement amphimixique ;
4° Espèces hermaphrodites à développement pseudogame ;
5° Espèces parthénogénétiques.

Une telle classification n'offre pourtant qu'une vue schématique : nous verrons, dans cette étude, que, chez une même espèce, plusieurs modes de reproduction sont souvent possibles. Il n'en reste pas moins que l'un d'entre eux prend le pas sur les autres, ce qui justifie le classement d'une espèce donnée dans l'une ou l'autre des catégories précédentes.

Les modes de reproduction que je viens de citer ne sont pas particuliers aux *Rhabditis*. On retrouve la plupart d'entre eux chez d'autres Nématodes. Ainsi l'hermaphrodisme est bien connu chez les *Rhabdias*, parasites des Batraciens et des Reptiles. On admet aussi l'existence d'un développement parthénogénétique chez plusieurs *Strongyloides*, *Heterotylenchus*, *Aphelenchus*, etc... Remarquons enfin que le nombre des espèces dont la reproduction a été étudiée reste encore faible. D'après Maupas (1900), les mâles sont inconnus dans 85 espèces de Nématodes libres parmi les 206 espèces décrites par Bastian (1865), Butschli (1873) et De Man (1884). Il est probable que, dans ces espèces, un examen approfondi per-

mettra de retrouver des formes de reproduction apparentées à celles des *Rhabditis*. Peut-être même de nouveaux mécanismes viendront-ils s'ajouter à la liste que j'ai dressée plus haut. On sait, par exemple, que, parmi les Nématodes parasites, certains présentent des alternances de générations gonochoriques et hermaphrodites ou parthénogénétiques. Il y a là une catégorie supplémentaire qui, jusqu'à présent, n'a été décrite chez aucun Nématode libre.

PLAN DU TRAVAIL

J'ai été amené, durant la poursuite de ce travail, à examiner sous plusieurs aspects différents les problèmes que pose la reproduction des *Rhabditis*. Il en résulte, évidemment, que, parmi les nombreuses questions soulevées, certaines restent sans réponse. Leur étude devra être poursuivie au cours de travaux ultérieurs.

J'étudierai successivement dans ce mémoire :

1° Les problèmes de techniques, qui devaient être résolus d'abord, afin de permettre la réalisation des expériences envisagées : récolte, description et élevage des *Rhabditis*, techniques cytologiques ;

2° La garniture chromosomique chez plusieurs espèces de *Rhabditis*, dans ses rapports avec la proportion des sexes et les divers modes de reproduction ;

3° Le développement des caractères sexuels et notamment la différenciation des gamètes.

PREMIÈRE PARTIE

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. — TECHNIQUES DE RÉCOLTE

La plupart des *Rhabditides* mènent une existence saprozoïque dans le sol. Ils pullulent dans les terres dont la végétation est riche, terres de jardins ou de prairies, terreaux dans lesquels les processus de décomposition bactérienne sont intenses. Certaines espèces se trouvent en plus grande abondance dans les végétaux morts, en voie de pourriture : c'est le cas de plusieurs *Cephalobus* (Nigon et Ritter, 1947). D'autres vivent en parasites sur divers Invertébrés : ainsi *Rhabditis pellio*, que l'on trouve dans les Vers de terre.

C'est dans ces différents biotopes qu'on cherchera les *Rhabditides* avec les plus grandes chances de succès. Ainsi, lorsqu'on examine, sous la loupe binoculaire, une pincée de terre arable délayée dans de l'eau et étalée dans le fond d'une boîte de Petri, il est rare de ne pas trouver quelques exemplaires de ces Nématodes. Cet examen est cependant peu commode, à cause de la transparence très insuffisante dans les conditions de cette observation. La technique de Baermann est, à la fois, plus rapide et plus efficace. On dispose dans un entonnoir un morceau de gaze ou de fine toile métallique. La terre est alors versée sur ce filtre, à travers lequel on fait passer une certaine quantité d'eau qui entraîne les Nématodes. Après centrifugation ou sédimentation, les animaux sont recueillis dans le culot.

D'autres méthodes peuvent être utilisées. L'une des plus simples consiste à disposer, dans une boîte de Petri, un peu de terre sur un milieu de culture favorable au développement des Nématodes. Ceux-ci envahissent alors le milieu sur lequel ils se multiplient rapidement. Dans une variante de cette méthode, Briggs (1946) mêle à la terre divers produits, qui rendent le mélange propice à une multiplication active des Nématodes. Elle a employé pour cela le beurre d'arachides, l'insuline, des extraits de levure, ainsi que plusieurs autres substances, avec un égal succès.

On peut aussi déposer, à la surface d'un pot garni de terre, de petits morceaux de viande qui, en se décomposant, servent d'appâts et autour desquels on trouvera, après quelques jours, un grand nombre de *Rhabditis*.

Enfin un dernier procédé consiste à découper des Vers de terre. Ceux-ci hébergent d'une manière à peu près constante des larves de diverses espèces de *Rhabditis*, en particulier *Rhabditis pellio*, qui se multiplient ensuite sur les tissus en décomposition du Lombric.

II. — ANATOMIE DES *RHABDITIDES*

A. — Morphologie générale.

Les *Rhabditides* présentent, comme tous les Nématodes, la forme d'un fuseau plus ou moins allongé. Le corps est entouré d'une cuticule souple et élastique, de nature protéique, dont le surface peut être lisse, annelée ou striée, suivant les espèces. La bouche est le plus souvent limitée par trois ou six lèvres, parfois très saillantes, ailleurs si peu marquées que l'on n'en distingue plus que les soies terminales. Chaque lèvre est, en effet, surmontée par deux ou trois soies très fines. La séparation des lèvres avec le reste du corps est soulignée par une brusque diminution d'épaisseur de la cuticule.

La cavité buccale, de forme cylindrique, est munie d'une paroi qui apparaît, sous le microscope, comme une membrane très réfringente. Rien ne permet d'affirmer, comme l'ont fait la plupart des anciens auteurs, que cette paroi est formée par de la chitine. Il s'agit sans doute plutôt de scléroprotéines, analogues à celles qui constituent la cuticule de l'animal. L'extrémité postérieure de cette cavité présente certaines différenciations : dents plus ou moins fortes dans le genre *Diplogaster*, ailleurs simples épaississements que leur petite taille et la courbure de leur surface rendent difficiles à interpréter.

L'œsophage des *Rhabditis* comporte quatre régions distinctes, bien visibles chez une espèce comme *Rhabditis elegans* (Pl. III, fig. 1). La partie antérieure prend le nom de *procorpus* et se termine par un élargissement, plus ou moins important suivant les espèces, le *metacorpus*. L'œsophage se rétrécit ensuite brusquement en un *isthme* qui relie le *metacorpus* à un élargissement postérieur toujours très visible, le *bulbe*. Ce dernier est muni d'un système de clapets, qui s'engrènent entre eux et permettent à l'organe de fonctionner comme une pompe aspirante. Outre les muscles qui lui donnent un aspect fibrillaire et en constituent la partie la plus importante, l'œsophage comprend des zones glandulaires d'aspect granuleux, munies de noyaux de grande taille.

L'intestin est formé d'une seule épaisseur de cellules disposées en deux ou trois séries longitudinales. Celles-ci sont bourrées de granulations jaunâtres ou brunes qui confèrent à cet organe une certaine opacité. L'intestin se termine par un rectum mince, capable de se dilater sous l'action du bol fécal. L'orifice anal se trouve légèrement en avant de l'extrémité postérieure du corps.

L'appareil végétatif comprend, en outre, un système nerveux, ainsi que des organes excréteurs et glandulaires qui sont parfois difficiles à distinguer sans préparation spéciale.

B. — Les caractères sexuels.

Le dimorphisme sexuel se limite, chez les *Rhabditides*, à un petit nombre de caractères :

1° La femelle est toujours plus grande que le mâle ;

2° Le mâle est muni, à son extrémité postérieure, d'un appareil copulateur qui donne à sa queue un aspect très différent de celui que présente la queue de la femelle ;

3° Les gonades, les orifices et les conduits génitaux sont disposés différemment dans les deux sexes.

L'appareil copulateur du mâle comprend une expansion cuticulaire, la *bursa*, disposée autour de la queue, ainsi que deux spicules, mus par des muscles spéciaux. La largeur de la *bursa* varie suivant les espèces. Elle peut contenir la totalité de la queue ou bien en laisser échapper l'extrémité. Elle est soutenue par des côtes ou papilles, dont la forme et la disposition sont caractéristiques de l'espèce. Les spicules sont constitués par deux bâtonnets sclérifiés généralement recourbés, terminés en pointe à une extrémité, munis d'apophyses à l'autre. Ils sont animés par des muscles qui, en position de repos, les maintiennent dans le cloaque. Ils s'appuient sur une pièce unique, sclérifiée, le *gubernaculum*.

Chez la femelle, le corps se termine, à son extrémité postérieure, par une queue effilée en pointe, plus ou moins allongée. Celle-ci est souvent flanquée, au niveau de l'anus, de deux papilles difficilement visibles.

Les gonades, dont la figure 1 représente des dessins schématiques, possèdent une structure analogue dans les deux sexes Elles sont constituées par des tubes, repliés une seule fois, fermés à une extrémité, s'ouvrant par l'autre au niveau de la vulve ou du cloaque. Chez la femelle, ces tubes sont le plus souvent au nombre de deux ; ils sont alors disposés symétriquement et se dirigent l'un vers l'avant, l'autre vers l'arrière du corps ; la vulve, simple fente transversale, se trouve située vers le milieu du corps. Par contre, chez certaines espèces dont les femelles ne possèdent qu'un

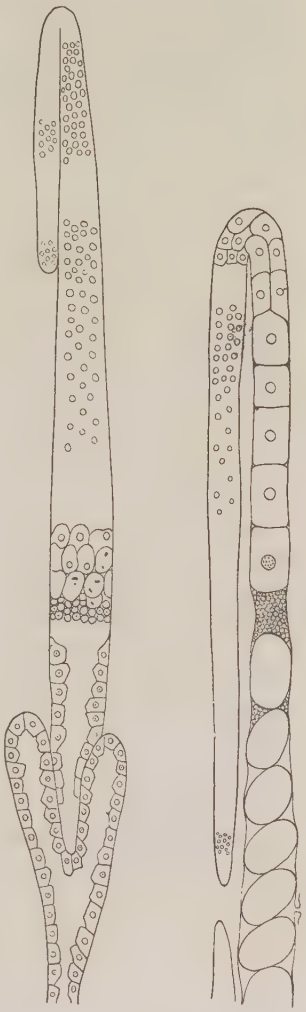


Fig. 1. — Dessin semi-schématique des gonades de *Rhabditis strongyloides*. A gauche, le testicule ; à droite, l'une des moitiés de l'appareil génital femelle, de type pair.

seul tube ovarien, la vulve est située légèrement en avant de l'anus. Chez le mâle, il n'existe jamais qu'une gonade unique. Celle-ci se termine par un canal déférent accompagné parfois, comme chez *Rhabditis strongyloides*, de deux volumineuses « glandes éjaculatoires ». Le canal déférent vient se jeter avec le rectum dans un cloaque où se trouve également la poche des spicules.

Les différentes parties de la gonade ne se distinguent, chez les *Rhabditides*, que par leur contenu. En effet, la paroi présente, en tous ses points, l'aspect d'une mince lame conjonctive, munie de quelques noyaux. Seule l'extrémité de la paroi testiculaire, au niveau du canal déférent et des glandes éjaculatoires, est formée d'un épithélium.

Par leur contenu, les gonades se divisent en trois zones distinctes. La gonade femelle comprend l'ovaire proprement dit, suivi de l'utérus. L'ovaire se subdivise en germigène ou zone de multiplication des ovogonies, dont la taille est encore faible et uniforme, et en vitellogène ou zone d'accroissement des ovocytes. A la limite de l'ovaire et de l'utérus, sont amassés les spermatozoïdes qui fécondent les ovocytes au passage. Quant à l'utérus, il peut contenir, suivant les espèces et les conditions de vie de l'animal, un nombre d'œufs qui varie entre un seul et une cinquantaine.

Comme l'ovaire, le testicule se subdivise en zones successives de multiplication, d'accroissement, de maturation, suivies d'un réceptacle séminal.

Outre les mâles et les femelles, certaines espèces de *Rhabditis* comprennent des animaux hermaphrodites. L'anatomie de ceux-ci ne permet pas de les distinguer des femelles normales. La gonade présente la forme et la disposition d'une gonade femelle comme celle que nous venons de décrire Elle en diffère seulement par le fait que certains gonocytes, au lieu de subir une ovogenèse normale, évoluent pour former des spermatozoïdes. La gonade des hermaphrodites est donc en réalité un ovotestis. La spermatogenèse y est généralement limitée dans le temps ; elle se produit au début du fonctionnement de l'ovotestis, qui, une fois cette période écoulée, ne diffère plus en rien d'un ovaire. Il s'agit donc, le plus souvent, d'un hermaphrodite protandre. Ces hermaphrodites sont autoféconds, les spermatozoïdes formés initialement dans l'ovotestis servant à féconder les ovocytes qui prennent naissance par la suite.

C. — Principaux caractères spécifiques.

Cette brève description montre la pauvreté des traits anatomiques qui permettent de reconnaître les espèces. Parmi eux, la structure de la queue du mâle fournit, presque seule, des différences incontestables, faciles à définir Il en résulte que, dans les espèces où les mâles sont rares, la détermination devient difficile. Et cependant le caractère minime des différences entre certaines espèces n'enlève aucune valeur à la rigidité des limites spécifiques : les insuccès rencontrés par Maupas (1919) dans ses essais d'hybridation l'ont bien démontré.

A ces traits morphologiques, la plupart des auteurs ont cherché à ajouter des données biométriques résultant de mensurations. Mais les études qui ont été effectuées prouvent que ces données sont très variables. Certains auteurs (Ludwig, 1938 ; Stephenson, 1942) ont élevé une même espèce dans des conditions différentes et ont observé une variation importante dans les dimensions des animaux obtenus. Ces variations vont du simple au double dans la mensuration simple des différents caractères (longueur, largeur du corps, etc...). Elles sont moins grandes dans les rapports que l'on peut établir entre les mesures faites sur un même animal $\left(\frac{\text{longueur du corps}}{\text{largeur du corps}}, \text{etc.}\right)$, mais restent encore importantes. J'ai pu vérifier moi-même cette variabilité au cours de mes élevages sur divers milieux. Les dimensions ne peuvent donc être utilisées avec certitude que dans le cas d'animaux élevés dans des conditions identiques. Il paraît donc vain de comparer entre elles les mesures fournies par des auteurs qui se sont souvent contentés de recueillir des animaux dans la nature. Je me suis attaché, quant à moi, à déterminer les espèces que j'ai étudiées uniquement par leurs traits morphologiques. Cependant, pour me conformer à l'usage, j'ai noté un certain nombre de dimensions.

III. — DESCRIPTION DES PRINCIPALES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Au cours de cette étude, j'ai examiné les espèces suivantes : *Rhabditis strongyloides* Schneider 1866 ; *Rhabditis elegans* Maupas 1900 ; *Rhabditis dolichura* Schneider 1866 ; *Rhabditis lambdiensis* Maupas 1919 ; *Rhabditis belari* n. nv. ; *Panagrolaimus rigidus* Schneider 1866 ; *Diplogaster lherithieri* Maupas 1919.

Parmi ces espèces, certaines n'ont fait l'objet que d'études préliminaires et seront, de ce fait, très peu citées dans ce travail. Les autres, qui ont été largement utilisées, seront, au préalable, décrites en détail.

A. — *Rhabditis strongyloides* Schneider 1866 (Pl. I).

J'ai trouvé cette espèce dans un terreau de jardin, à Montreuil (Seine). La cuticule est lisse ; les lèvres, bien détachées, portent chacune une papille à son sommet. La cavité buccale est longue et étroite. Le metacorpus est peu marqué, ce qui donne à la partie antérieure de l'œsophage un aspect cylindrique. Chez la femelle, l'extrémité postérieure du corps présente une forme arrondie, surmontée d'une pointe. Cette extrémité, plus large que dans la plupart des autres espèces de *Rhabditis*, donne à l'animal un aspect lourd, une forme plutôt cylindrique. L'appareil génital femelle est très long la courbure postérieure de l'ovaire se trouvant presque au niveau de l'anus. Quelques jours après que l'animal a atteint sa maturité sexuelle, les utérus peuvent contenir jusqu'à une cinquantaine d'œufs.

Chez le mâle, la bursa entoure complètement la queue. Elle est soutenue par dix

paires de papilles, disposées de la manière suivante : une paire antérieure, située à la naissance de la bursa, puis une paire moyenne, légèrement en avant de l'anus, enfin un groupe de huit papilles postanales. Les spicules sont soudés dans leurs moitiés postérieures. Les mesures suivantes ont été prises sur des animaux qui venaient d'arriver à maturité sexuelle :

Femelles : longueur, 1 025 à 1 190 μ ; largeur, 88 à 91 μ. Œsophage, 200 à 219 μ. Cavité buccale : largeur, 5 à 6 μ ; longueur, 25 à 27 μ. Position de la vulve, 61,6 à 62,7 p. 100 de la longueur de l'animal. Œufs : largeur, 27 à 33 μ ; longueur, 66 à 72 μ.

Mâles : longueur, 850 à 940 μ ; largeur, 55 à 57 μ. Œsophage, 190 à 200 μ. Cavité buccale : largeur, 4 μ ; longueur, 23 à 28 μ. Longueur des spicules, 30 à 52 μ.

Cette espèce est très voisine de *Rhabditis terricola* Dujardin, dont elle se distingue uniquement par quelques détails de l'appareil copulateur du mâle. Chez *Rhabditis terricola*, en effet, il existe trois paires de papilles préanales et sept paires postanales. D'autre part, chez ce dernier, les spicules ne sont pas soudés à leur extrémité postérieure, comme ils le sont chez *Rhabditis strongyloides.*

B. — *Rhabditis belari* n. nv. (Pl. II), syn. *Rhabditis monhystera* Cobb 1893, non Bütschli 1879.

La souche utilisée dérive d'une seule femelle trouvée dans le sol d'un champ cultivé à Geudertheim (Bas-Rhin).

La cuticule, très épaisse, porte une fine striation transversale. Chacune des lèvres, qui sont arrondies et bien détachées du corps, porte une soie de grande taille à son sommet. La cavité buccale est courte et large. Le metacorpus est bien marqué. Chez la femelle, la queue, de forme conique, est recouverte d'une cuticule plus épaisse que celle qui entoure le reste du corps. L'appareil génital femelle est impair. La vulve est située en avant de l'anus et séparée de celui-ci par une longueur égale à celle de l'œsophage. L'ovaire est recourbé comme dans les autres espèces de *Rhabditis*, et sa partie réfléchie revient jusqu'au niveau de la vulve. L'utérus ne contient jamais plus de trois œufs, qui dépassent rarement la première division de segmentation avant d'être expulsés.

Le mâle est beaucoup plus petit que la femelle. La bursa entoure complètement la queue. Le nombre et la disposition des papilles présentent une certaine variabilité. Sous sa forme qui paraît la plus complète, la bursa est soutenue sur chacun de ses côtés par huit papilles distribuées comme suit : deux papilles, séparées par un large intervalle, sont situées en avant de l'anus ; puis un groupe de trois papilles, un peu en arrière de l'anus ; enfin, un dernier groupe de trois papilles, situées près de l'extrémité postérieure de la bursa.

Les mesures suivantes ont été prises sur des animaux, qui venaient d'atteindre leur maturité sexuelle :

Femelles : longueur du corps, 940 à 960 μ ; largeur du corps, 69 à 72 μ ; longueur de l'œsophage, 145 μ. Cavité buccale : longueur, 16 μ ; largeur, 4 μ. Position de la vulve, 76,5 à 77 p. 100 de la longueur du corps. Œufs : longueur, 55 à 57 μ ; largeur, 27 à 29 μ.

Mâles : longueur du corps, 620 à 660 μ ; largeur du corps, 39 à 41 μ ; longueur de l'œsophage, 123 μ. Cavité buccale : longueur, 15 μ ; largeur, 3 μ. Longueur des spicules, 23 μ.

Cet animal est très voisin de *Rhabditis monhystera* Bütschli 1873, avec lequel je l'ai d'abord confondu (Nigon, 1947). Son identification pose un problème délicat, témoignant de l'incertitude qui règne dans la détermination d'un *Rhabditis*, lorsqu'on ne dispose que de la femelle. En effet, les descriptions initiales de *Rhabditis monhystera*, données par Bütschli (1873) et De Man (1876), reposent exclusivement sur la connaissance de celle-ci, le mâle n'ayant pas été trouvé par ces auteurs.

En 1893, Cobb identifie à *Rhabditis monhystera* une espèce, dont il décrit les deux

sexes. Mais, en 1927, De Man observe à son tour un mâle, qu'il attribue à *Rhabditis monhystera*, très différent de celui figuré par Cobb. Il s'agit donc, vraisemblablement, de deux espèces différentes.

Par leurs femelles, ces deux espèces sont très proches. Toutes deux de petite taille, elles possèdent des lèvres détachées du corps et munies chacune d'une soie très longue. Leurs cuticules sont striées d'une manière analogue, et la forme de la queue est la même. De Man relève cependant chez la femelle décrite par Cobb la présence d'une cavité buccale légèrement plus large que celle de la femelle qu'il observe lui-même. Par ailleurs, la comparaison des figures que fournissent les deux auteurs montre une autre différence. L'animal décrit par Bütschli possède un ovaire très long dont la partie réfléchie rejoint le niveau de la vulve ; il ne conserve jamais plus de trois œufs dans son utérus, ceux-ci étant expulsés avant d'être segmentés. La femelle figurée par Cobb, au contraire, possède un ovaire très court dont la partie réfléchie ne dépasse pas en longueur le tiers de la partie directe ; d'autre part, elle contient dans son utérus quatre œufs, dont trois sont segmentés. Cette légère différence ne me paraît pas suffisante pour distinguer deux espèces entre elles. En effet, le nombre d'œufs qui séjournent dans l'utérus n'est pas rigoureusement fixé chez la plupart des espèces de *Rhabditis*, et les conditions de température, d'âge de l'animal, etc., sont susceptibles d'exercer sur lui une influence déterminante. Remarquons toutefois que l'appareil génital de la femelle que j'ai décrite est identique à celui de l'animal figuré par Butschli.

Par leurs mâles, au contraire, les deux espèces sont très différentes. Le mâle que j'ai décrit plus haut correspond, à n'en pas douter, à celui de Cobb : il lui est identique aussi bien par la forme de la bursa que par la distribution des papilles. Celui que figure De Man, par contre, possède une queue très allongée qui est accompagnée par la bursa jusqu'à son extrémité postérieure ; les papilles y sont réparties d'une manière très différente de celle que j'ai décrite. Ainsi l'examen des mâles permet d'identifier, sans ambiguïté, l'espèce que nous étudions à celle décrite par Cobb, et de séparer nettement les deux espèces jusqu'ici confondues sous le nom de *Rhabditis monhystera*.

La séparation de ces espèces étant admise, il est important de déterminer celle qui fut étudiée par Belar (1923). Nous verrons plus loin qu'un certain nombre d'observations cytologiques que j'ai pu faire concordent avec celles de cet auteur. Comme lui, j'ai observé la présence de 20 chromosomes chez la femelle dont les œufs se développent suivant un mode pseudogame : certaines figures d'expulsion du globule polaire unique, que j'ai observées, sont identiques à celles que fournit Belar. Il semble donc que nous ayons étudié la même espèce. Cette conclusion est encore renforcée par une autre constatation. Nous savons, en effet, par Belar lui-même, que la détermination des espèces qu'il a étudiées a été faite par Micoletzky. Or celui-ci identifiait l'espèce de Cobb à *Rhabditis monhystera* Bütschli. Dans ses élevages, Belar a signalé la présence de mâles, et ceux-ci ont été vus par Micoletzky, qui en donne, d'ailleurs, une très brève

description, sans figures, dans son mémoire de 1925. Il me paraît peu vraisemblable que cet auteur ait laissé échapper une différence aussi apparente que celle qui sépare le mâle décrit par Cobb de celui qu'a observé De Man. L'animal utilisé par Belar était donc certainement identique à celui de Cobb. Je l'appellerai désormais *Rhabditis belari.*

Rappelons, en conclusion, quelques caractères qui permettent de distinguer *Rhabditis belari* de certaines espèces voisines dont les femelles possèdent un appareil génital impair.

Chez *Rhabditis monhystera* Bütschli, De Man, *Rhabditis franseni* Fuchs 1933 et *Rhabditis microbursaris* Steiner 1926, les femelles ne peuvent être distinguées de celles de *Rhabditis belari.* Par contre, les mâles se reconnaissent aisément aux caractères de la bursa. Nous venons d'examiner à cet égard *Rhabditis belari* et *Rhabditis monhystera* Bütschli, De Man. Chez *Rhabditis franseni* Fuchs, le mâle possède une queue de forme allongée, mais elle n'est pas entièrement entourée par la bursa, comme chez *Rhabditis monhystera* Bütschli, De Man. Chez le mâle de *Rhabditis microbursaris* Steiner, la bursa a presque complètement disparu.

Rhabditis lambdiensis Maupas 1919 est sans doute synonyme de *Rhabditis monhysteroides* Skwarra 1921 et de *Rhabditis cryptocercoides* Wollenweber 1921. L'identité est plus douteuse avec *Rhabditis macrocheila* Kreis 1932. Ces animaux sont de tailles beaucoup plus élevées que celles des espèces précédentes. Les femelles contiennent dans l'utérus un nombre élevé d'œufs, en cours de segmentation. Les deux sexes y sont en nombres équivalents.

Rhabditis ocypodis Chitwood 1935 est une espèce de grande taille, ressemblant à *Rhabditis lambdiensis* Maupas, mais la forme de la queue paraît moins affinée et les spicules du mâle sont plus grands.

Rhabditis spiculigera Steiner 1936 se distingue grâce à la présence de spicules énormes.

Chez *Rhabditis obtusa* Fuchs 1915, la queue de la femelle est courte et de forme obtuse.

Chez *Rhabditis (Asymmetricus) labiatus* Kreis 1929, la vulve, qui se trouve au milieu du corps, est munie d'un appareil sclérifié complexe. D'autre part, la queue de la femelle, d'abord conique, se rétrécit brusquement pour former une pointe.

Rhabditis (Asymmetricus) acuminatus Kreis 1929 est dépourvu de lèvres, ce qui permet de distinguer facilement cette espèce.

Rappelons enfin que Kreis a créé le genre *Asymmetricus* pour les espèces que nous venons d'étudier, considérant la présence d'un appareil génital impair comme suffisante pour justifier la création d'un genre nouveau. Ce genre se distinguerait du genre *Rhabditis* par cet unique caractère.

C. — *Rhabditis elegans* Maupas 1900 (Pl. III).

L'animal que j'ai étudié provient d'un sol de jardin, prélevé aux environs de Bergerac (Dordogne). Il s'agit d'une espèce hermaphrodite, très mobile. Sa cuticule est mince et lisse. Les lèvres sont hautes, mais non détachées du corps, surmontées chacune d'une papille de petite taille. Le metacorpus est large. L'intestin contient des granulations de réserves, de couleur claire : il est de ce fait moins opaque que l'intestin des espèces précédentes. Chez la femelle, la queue est longuement conique et se termine en pointe fine : elle possède deux papilles caudales, situées environ au premier tiers de sa longueur. La vulve est médiane et l'appareil génital femelle pair. Les utérus peuvent contenir jusqu'à une quarantaine d'œufs en cours de segmentation.

Le mâle est plus court et plus mince que la femelle. Sa bursa est très large, de forme

grossièrement cardioïde. Elle est soutenue par neuf paires de papilles disposées en trois groupes de trois. Le groupe antérieur se situe approximativement au niveau de l'anus. Les spicules sont très fins. Le gubernaculum est long et étroit, terminé en pointe à son extrémité antérieure.

Les dimensions relevées sur des animaux arrivant à maturité sexuelle sont les suivantes :

Femelles : longueur, 1 250 à 1 400 μ ; largeur, 70 à 90 μ. Œsophage, 200 à 215 μ. Queue, 170 à 210 μ. Cavité buccale : longueur, 15 à 16 μ ; largeur, 4 μ. Position de la vulve, 49,4 à 51 p. 100 de la longueur. Œufs : longueur, 51 à 56 μ ; largeur, 31 à 32 μ.

Mâles : longueur, 825 à 890 μ ; largeur, 45 à 50 μ. Œsophage, 150 à 170 μ. Spicules, 34 à 37 μ. Cavité buccale : longueur, 14 μ ; largeur, 3 μ.

D. — *Panagrolaimus rigidus* Schneider 1866 (Pl. IV).

J'ai trouvé cet animal dans le sol d'un champ cultivé, aux environs de Geudertheim (Bas-Rhin). Cuticule très finement striée. Lèvres très hautes, ne se détachant pas latéralement du corps. Cavité buccale de forme intermédiaire entre celle des *Cephalobus* typiques et la cavité buccale des *Rhabditis* ; elle comprend deux parties fortement sclérifiées, de grandeurs inégales, reliées par une paroi souple. Le metacorpus est très peu marqué, comme chez *Rhabditis strongyloides*. L'isthme œsophagien en est nettement séparé par un rétrécissement brusque. La queue de la femelle, de forme conique, est munie de deux papilles caudales. L'appareil génital femelle est impair. Il est recourbé comme chez les *Rhabditis*, et la partie réfléchie atteint presque le niveau de l'anus. La vulve est située vers le milieu du corps et s'ouvre dans un vagin à parois épaisses A son niveau, se détache de l'utérus un diverticule postérieur, qui représente peut-être le rudiment de la gonade symétrique.

Le mâle est plus court et plus mince que la femelle. Le testicule dépasse de peu le milieu du corps et contient des spermatozoïdes plus grands que ceux des *Rhabditis* précédents. La queue, de forme conique, n'est pas entourée d'une bursa. Elle possède cinq paires de papilles, parfois six. En effet, l'une de celles-ci, située très en avant de l'anus, est parfois dédoublée. La seconde paire se trouve au niveau de l'anus. Ensuite vient une paire intermédiaire et enfin deux paires postérieures groupées. Les spicules sont en forme de lame recourbée. Le gubernaculum est rectangulaire. Les mesures relevées sur des animaux qui parviennent à maturité sexuelle sont les suivantes :

Femelles : longueur, 1 200 à 1 300 μ ; largeur, 60 à 70 μ. Œsophage, 165 à 180 μ. Cavité buccale : longueur, 11 μ ; largeur, 2 μ. Position de la vulve, 58 à 59 p. 100 de la longueur du corps. Œufs : longueur, 47 μ ; largeur, 25 μ.

Mâles : longueur, 1 050 à 1 150 μ ; largeur, 45 à 55 μ. Œsophage, 150 à 170 μ. Cavité buccale : longueur, 11 μ ; largeur, 2 μ. Spicules, 25 μ.

IV. — TECHNIQUES D'ÉLEVAGE

L'expérimentation biologique sur un animal quelconque suppose en premier lieu la connaissance, aussi complète que possible, des individus sur lesquels les essais devront être effectués. Comme on ne peut définir, d'une manière exacte, toutes les propriétés d'un être vivant, on tourne, en général, la difficulté en travaillant sur des populations homogènes : l'expérimentateur supplée alors par la comparaison de données statistiques aux lacunes de ses connaissances sur chacun des individus. L'homogénéité de telles populations est alors la condition du succès : elle doit être contrôlée à la fois sur le plan du génotype et sur celui du phénotype.

La technique d'élevage, élément déterminant dans la réalisation du phénotype, devient alors un facteur essentiel : c'est pourquoi j'ai apporté à sa définition un soin tout particulier.

L'examen des diverses méthodes qui ont été utilisées par les auteurs (dont on trouvera une revue générale dans E.-C. Dougherty, 1948) permettait de préciser un certain nombre de conditions dont l'observation est indispensable à la bonne marche d'un élevage de Nématodes. En dehors des aliments plastiques qui peuvent être apportés sous des formes très variées, la présence de certaines substances, souvent thermolabiles, dont la nature n'a pas encore été définie, s'avère nécessaire pour que la croissance et la multiplication des Nématodes puissent s'effectuer normalement. Ces dernières substances sont apportées, dans les méthodes de cultures stériles, par des extraits de levure ou d'organe, dans les autres méthodes par divers microorganismes. Un milieu d'élevage non stérile devra donc fournir, outre un appoint direct à la nutrition de l'animal, un support favorable au développement des microorganismes qui lui apportent certains éléments indispensables, absents du milieu synthétique.

La technique d'élevage doit, en outre, satisfaire à deux conditions qui sont créées par les nécessités pratiques de l'expérimentation :

1° Elle doit être simple, facile à mettre en œuvre sur une échelle importante, et cela sans qu'il soit nécessaire de faire appel à une main-d'œuvre excessive. Elle doit pouvoir s'adapter aussi bien aux cultures d'animaux en très grand nombre qu'aux élevages d'individus préalablement isolés à l'état d'adultes, de larves ou même d'œufs.

2° Cette technique doit fournir aux animaux en expérience un environnement suffisamment constant et uniforme pour permettre la reproduction d'expériences au cours desquelles certaines variations du milieu peuvent exercer une action.

La recherche de conditions de milieu constantes semblait orienter, dès l'abord, vers la réalisation d'un élevage stérile. Mais les difficultés s'avéraient considérables. La culture aseptique nécessite un nombre élevé d'opérations différentes, ainsi que l'observation de précautions constantes. Elle entraîne obligatoirement, au cours des nombreux repiquages quotidiens que nécessite l'étude génétique, une proportion appréciable de pertes par réinfection. Il m'a été impossible de persévérer dans cette voie, qui n'eût été réalisable qu'avec l'aide d'un personnel nombreux. J'étais donc conduit à me limiter aux cultures en milieu non stérile.

Je tentai en premier lieu d'utiliser des milieux d'élevage liquides. Je n'ai obtenu, sur ces milieux, que des résultats peu satisfaisants. Sur le liquide de Knop, je n'ai observé qu'un accroissement insignifiant des animaux dont la taille reste faible, et dont l'intestin montre une transparence particulière, due à l'absence des substances de réserves qui y sont généralement accumulées : les animaux s'y trouvent manifestement sous-alimentés. Les solutions de peptone et les bouillons de viande donnent des résultats très inconstants. Parfois un élevage se développe très bien et fournit rapidement un nombre considérable d'animaux de grande taille.

Mais, le plus souvent, un voile bactérien apparaît à la surface de la culture, qui répand alors une forte odeur de putréfaction : les animaux qui sont placés dans ces conditions périssent à coup sûr. Les conditions réalisées dans ces cultures permettent, en effet, la croissance d'un grand nombre d'espèces bactériennes, dont l'ensemencement est laissé au hasard. Parmi ces bactéries, certaines sont, sans doute, favorables à la croissance normale des *Rhabditides* ; d'autres, par contre, donnent lieu à la formation de substances toxiques et aboutissent à l'extinction des cultures.

Les résultats inconstants obtenus sur ces milieux n'autorisaient, en aucune manière, l'expérimentation dans les conditions que j'ai définies plus haut. J'ai donc entrepris l'essai des milieux gélosés. J'ai constaté alors que les solutions qui, sous forme liquide, avaient donné de mauvais résultats deviennent utilisables lorsqu'elles sont solidifiées par l'agar. La gélose apporte-t-elle un supplément alimentaire important ? Je croirais plutôt que les milieux ainsi transformés se prêtent moins bien que les milieux liquides à la croissance des bactéries nuisibles. Ces cultures ne répandent jamais l'odeur de putréfaction, si fréquente dans les milieux liquides. Les résultats obtenus de cette manière restent cependant très variables suivant la composition du milieu. Ainsi, sur liquide de Knop gélosé, il faut douze jours à 16° C. pour qu'un *Rhabditis strongyloides* puisse croître depuis l'œuf jusqu'à la maturité sexuelle. Sur bouillon de viande gélosé, à la même température, cette évolution s'opère dans l'intervalle de sept jours seulement. En outre, les animaux élevés sur Knop sont d'une taille plus réduite et présentent une transparence plus grande. Les meilleurs résultats ont été obtenus sur des bouillons de viande très dilués (environ 2 p. 100).

Malheureusement, ces dernières cultures présentent encore certaines irrégularités. Elles sont souvent envahies par des moisissures. D'autres fois, la croissance des Nématodes se fait d'une manière anormalement lente, sans raison apparente. Ces échecs ne peuvent être attribués qu'à des changements dans la composition des milieux d'élevages. Outre les variations possibles dans les constituants du bouillon de viande, les ensemencements bactériens sont laissés au hasard des contaminations atmosphériques. Par ailleurs, ce milieu, non tamponné, est susceptible de présenter d'importantes variations de *p*H. Il s'avère donc indispensable de régulariser les propriétés d'un milieu de ce genre. A la suite d'un grand nombre d'essais, j'ai été amené à adopter les solutions suivantes :

1° Remplacement du milieu de base (bouillon de viande gélosé) par une solution minérale additionnée de peptone et de lécithine, suivant une formule voisine de celle utilisée par Zimmermann (1921).

2° Stabilisation à un *p*H de 7,2 par addition de phosphate bipotassique. L'expérience a montré que les milieux de *p*H inférieur à 7 donnent lieu, d'une manière constante, à un abondant développement de moisissures.

3° Ensemencement des cultures à l'aide d'une suspension de levure de boulangerie. Celle-ci exerce une influence très favorable sur la croissance des *Rhabditides*. Il eût sans doute été possible d'ensemencer massivement, de la même manière, à l'aide de souches bactériennes connues. La levure de boulangerie, que l'on trouve dans le

commerce, m'a semblé plus commode à utiliser, tout en se montrant aussi efficace.

Ces expériences aboutirent à la réalisation du milieu de composition suivante :

Eau distillée	100 centimètres cubes.
Sulfate de magnésium	0gr,075
Phosphate bipotassique	0gr,075
Chlorure de sodium	0gr,275
Nitrate de potassium	0gr,30
Peptone Witte	0gr,25
Lécithine	0gr,10
Gélose	1gr,5

C'est sur ce milieu que furent élevés la plupart des animaux que j'ai examinés au cours de cette étude.

Il ne suffit pas, cependant, de disposer d'un support de culture dont la composition soit initialement connue pour réaliser des élevages dans des conditions constantes. L'activité des organismes qui s'y développent lui apporte des modifications dont il est important de tenir compte. En effet, lorsqu'on introduit quelques *Rhabditis* dans une boîte de Petri contenant la gélose nutritive, ils s'y reproduisent activement. Après un temps, variable suivant les espèces et la température à laquelle est effectué l'élevage, le milieu, de solide qu'il était, a été complètement liquéfié. On y trouve alors des milliers de larves dont la croissance est arrêtée. Ces larves peuvent subsister dans cet état sans changement appréciable durant plusieurs mois. Il suffit d'en prendre quelques-unes et de les porter sur un milieu neuf pour les voir terminer leur développement en quelques jours et commencer à se reproduire. Ainsi la multiplication des *Rhabditides* et des organismes qui leur sont associés détermine dans le milieu d'élevage des modifications qui ont pour effet d'inhiber leur propre croissance. Cette observation conduit à rechercher les moyens de limiter la pullulation des animaux dans un même élevage. J'y suis parvenu en utilisant un procédé de cultures individuelles avec repiquages fréquents.

Les cultures s'effectuent sur une lame porte-objet, à la surface de laquelle on dépose une goutte épaisse de gélose nutritive. Le diamètre des gouttes est d'environ 1 centimètre, leur épaisseur atteignant à peu près 2 millimètres. Celles-ci sont ensuite badigeonnées avec une suspension de levure. Les lames ainsi préparées se conservent facilement dans les boîtes de verre, munies de rainures, qui servent d'habitude pour les colorations histologiques. Grâce à l'adjonction d'un tampon de coton imbibé d'eau, le degré d'humidité qui s'y maintient suffit à empêcher le dessèchement des gouttes de gélose. Dans une goutte ainsi préparée, on introduit un couple de « reproducteurs », ou un seul animal dans le cas d'une espèce hermaphrodite. Ceux-ci déposent leurs œufs dans la gélose, jusqu'au moment où on les transportera sur une autre lame identique. Les œufs et les larves restent alors sur le premier récipient et y continuent leur développement. Seule la première génération, issue directement des géniteurs, sera étudiée.

Les repiquages et l'examen des cultures s'effectuent très simplement sous la loupe binoculaire. Les animaux sont transportés d'une culture à une autre sur la pointe d'un scalpel ou d'une aiguille lancéolée. La fréquence des repiquages de géniteurs sera adaptée aux espèces étudiées et à la température à laquelle sont effectués les élevages. L'intervalle entre deux repiquages successifs doit être assez faible pour qu'une culture ne contienne jamais un nombre de descendants supérieur à la centaine. Des repiquages rapprochés fournissent, en outre, sur une même lame, des animaux

d'âges très voisins, dans un état physiologique aussi homogène que possible. En fait, l'intervalle entre deux repiquages a toujours été compris, dans mes cultures, entre un et trois jours.

Il s'agit là d'une technique très astreignante. Elle l'est d'autant plus que le nombre des élevages pratiqués simultanément est plus élevé et que les repiquages sont plus rapprochés. Mais les avantages qu'elle comporte sont tels qu'ils justifient amplement le travail nécessaire :

1° La constance des conditions de culture est réalisée. Les géniteurs, fréquemment repiqués, se trouvent dans un milieu pratiquement constant. Leurs descendants vivent sur un support dont les modifications restent limitées.

2° Les animaux ainsi obtenus sont parfaitement connus : chaque lame fournit un groupe d'animaux issus des mêmes parents, d'âges très voisins, et élevés dans des conditions identiques. Leur généalogie est suivie, et il est très facile de les élever en lignées consanguines.

V. — LE DÉVELOPPEMENT DES *RHABDITIDES* DANS LES CULTURES

La méthode d'élevage que je viens d'exposer permet d'étudier facilement le développement des *Rhabditides*. Le temps m'a manqué pour mettre à profit toutes les possibilités qu'elle offre à ce point de vue. Je me suis borné à préciser, chemin faisant, quelques données particulièrement utiles en vue des expériences que je me proposais de réaliser.

Le développement embryonnaire semble s'accomplir suivant le type classique chez les Nématodes. Les premiers stades de la segmentation sont facilement visibles sur l'œuf vivant ; la deuxième division montre la figure en T caractéristique. On distingue ensuite le stade « têtard » et enfin la larve enroulée à l'intérieur des parois de l'œuf, dont elle se libère grâce à des mouvements violents. Ce développement a été décrit en détail par Martini (1907), qui l'a étudié chez *Rhabdias bufonis*, et par Pai (1928) chez *Turbatrix aceti*. La vitesse à laquelle il se déroule dépend de la température à laquelle les œufs sont soumis. Chez les espèces que j'ai examinées, les œufs sont expulsés du corps de la femelle à différents stades de leur développement. Chez *Rhabditis belari*, ils sont pondus très tôt, en général avant la fin de la première division de segmentation. Chez d'autres espèces, ils sont expulsés à un stade plus avancé. Je n'ai observé l'éclosion des œufs à l'intérieur du corps de la femelle et la viviparité que lorsque les conditions de milieux s'avéraient nettement défavorables : milieux usés ou très pauvres (Knop gélosé par exemple). Dans ce cas, la ponte ne se prolonge généralement pas, et les larves écloses dans l'utérus se nourrissent aux dépens des tissus de la mère : celle-ci est finalement réduite à sa cuticule, dans laquelle les larves s'agitent jusqu'au moment où elles ont pu la déchirer et s'en libérer.

Au moment de leur éclosion, les larves des diverses espèces de Rhab-

ditis diffèrent fort peu entre elles. Aucun caractère ne permet, à ce moment, de distinguer les sexes. La figure 2 représente une larve de *Rhabditis elegans* peu après son éclosion. Si l'on compare cette figure à celles de la planche III, qui montrent des adultes de la même espèce, on constate des différences importantes. Les organes génitaux sont représentés chez la larve par un rudiment, formé de quelques cellules, disposé au milieu du corps de l'animal. D'autre part, les rapports de taille entre les diverses parties du corps de la larve sont très différents des proportions correspondantes chez l'adulte. Les dimensions relevées sur cette larve ont été les suivantes :

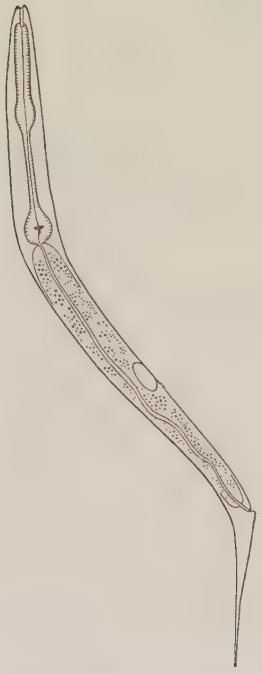


Fig. 2. — Larve de *Rhabditis elegans* peu après son éclosion.

Longueur totale, 225 μ ; largeur maximum, 13 μ ; longueur de l'œsophage, 95 μ. Cavité buccale : longueur, 8 μ ; largeur, 1 μ. Longueur de la queue, 59 μ.

Ces chiffres permettent d'établir les rapports suivants :

$\frac{\text{Longueur totale}}{\text{Longueur de l'œsophage}} = 3$ chez la larve, contre 6 chez l'adulte.

$\frac{\text{Longueur}}{\text{Largeur}}$ de la cavité buccale $= 8$ chez la larve contre 4 chez l'adulte.

$\frac{\text{Longueur totale}}{\text{Longueur de la queue}} = 4{,}8$ chez la larve contre 7,4 chez l'adulte.

Durant leur évolution postembryonnaire, les *Rhabditides* subissent quatre mues, qui ont été décrites par Maupas (1899). Dans les conditions de mes élevages et sur les espèces que j'ai étudiées, elles se déroulent trop rapidement pour être facilement visibles. Les premières mues ne s'accompagnent d'aucun changement morphologique discontinu. Seule la dernière est très apparente : à la suite de cette mue, apparaissent en effet les organes génitaux et, en particulier, l'appareil copulateur du mâle. Aussi est-il facile de voir, avant la dernière mue d'un mâle, cet appareil copulateur contenu à l'intérieur de la cuticule qui va constituer l'exuvie. Lors de la maturité sexuelle, enfin, les *Rhabditis* n'ont pas encore atteint leur taille définitive. Ainsi, chez *Rhabditis elegans*, les femelles sexuellement mûres sont, en moyenne, longues de 1325 μ et larges de 80 μ. Six jours après, elles peuvent atteindre une longueur de 1 800 μ avec une largeur de 96 μ.

Les différents facteurs du milieu exercent sur la croissance des *Rhabditis* une action notable. J'ai déjà signalé le ralentissement de la croissance, ainsi que la taille réduite que l'on observe chez les animaux élevés sur des milieux déficients. Un phénomène particulièrement intéressant est fourni par l'enkystement des larves sur les milieux usés. Nous avons vu

en effet que, sur de tels milieux, les larves peuvent subsister durant plusieurs mois sans augmenter de taille. Chez certaines d'entre elles, on aperçoit alors le corps de l'animal, légèrement rétracté à l'intérieur de sa cuticule, transformée en kyste. Cet aspect s'exagère lorsqu'on repique les larves sur un milieu neuf. Elles commencent alors par se rétracter à l'intérieur du kyste avant de s'en débarrasser par des mouvements violents. La croissance de l'animal reprend ensuite, et il atteint sa maturité sexuelle sans paraître avoir été endommagé par son séjour prolongé sous la forme larvaire. Je n'ai pas entrepris l'analyse des facteurs qui déterminent cette persistance de l'état larvaire. Signalons seulement que j'ai pu élever, sans observer aucune anomalie, des *Rhabditis* sur un milieu régénéré, constitué par une certaine quantité de milieu usé et liquéfié, auquel j'incorporais, après l'avoir porté à une température ne dépassant pas 45° C., de la gélose, de manière à lui rendre sa consistance initiale.

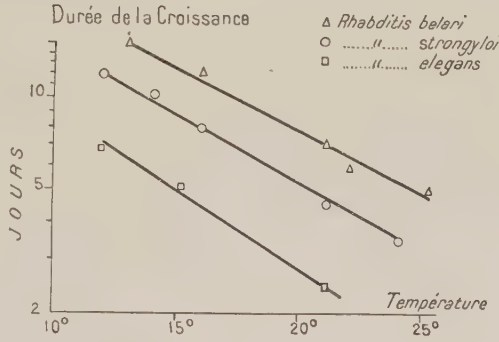


Fig. 3. — Influence de la température sur la vitesse de croissance des *Rhabditis*. En ordonnées, le temps écoulé entre la ponte d'un œuf et la maturité sexuelle de l'animal qui en est issu. Coordonnées semi-logarithmiques.

Dans les conditions de l'élevage, la vitesse de croissance des *Rhabditides* varie considérablement suivant les espèces et, pour chacune, avec la température à laquelle les élevages sont pratiqués. J'ai mesuré, pour apprécier la croissance, le temps nécessaire à l'évolution d'un animal, depuis l'œuf jusqu'à la maturité sexuelle. La figure 3 fournit pour trois espèces différentes la variation, suivant la température, de la durée nécessaire pour cette croissance. En utilisant des coordonnées semi-logarithmiques, cette variation est représentée, chez une même espèce, par une droite.

Outre l'action qu'elle exerce sur la vitesse de croissance des *Rhabditides*, la température influe sur leur vitalité. Si on les porte à une température de 36° C., la plupart des *Rhabditis* sont tués en moins d'une demi-heure. A 40° C. la mort est très rapide : il suffit de passer rapidement au-dessus d'une veilleuse à gaz, une préparation contenant des animaux vivants, montés dans de l'eau, pour les immobiliser et les observer à loisir dans un état très voisin de l'état vivant. A 31-32° C., les adultes vivent très bien, durant plusieurs jours, mais ils sont stériles, et le développement embryonnaire se fait mal. La stérilité apparaît à une température variable suivant les espèces : nous verrons plus loin que *Rhabditis elegans* est entièrement stérile à 25° C., alors que, à la même température, on n'observe encore aucun trouble chez *Rhabditis belari*.

Enfin, les élevages que j'ai réalisés m'ont permis d'effectuer certaines

observations sur le comportement des *Rhabditides*. J'ai constaté ainsi que l'accouplement peut s'accomplir de deux manières différentes, suivant les espèces. Dans celles que j'ai étudiées, appartenant au genre *Rhabditis*, le mâle se fixe au niveau de la vulve de la femelle en appliquant sa bursa contre le corps de celle-ci. Il se tient ensuite, le corps plus ou moins droit, formant un angle avec le corps de la femelle. Chez *Panagrolaimus rigidus*, par contre, le mâle, dont la queue s'applique à la vulve de la femelle, s'enroule autour du corps de celle-ci et forme généralement deux boucles.

Une autre observation a trait aux taxies des Nématodes. En règle générale, les animaux qui se sont développés dans une goutte de gélose y sont répartis uniformément sans manifester une tendance quelconque à se grouper. Ils ne s'en évadent pas non plus, et seuls quelques animaux s'égarent sur le verre qui sert de support à la culture et s'y dessèchent rapidement. Ces observations comportent cependant quelques exceptions intéressantes.

1° Lorsque certains développements bactériens sont devenus très intenses en un point particulier de la goutte de gélose, les Nématodes s'y rassemblent en masses. Il s'agit là, sans doute, d'un groupement déterminé par la présence des bactéries qu leur servent de nourriture.

2° Lorsque, pour une raison ou une autre (température élevée, espacement trop grand des repiquages, etc.), les animaux se trouvent en très grande abondance sur une goutte de gélose, on observe des migrations massives, et de nombreux animaux s'égarent sur la lame de verre où ils sont condamnés à se dessécher. L'accumulation des produits de déchets du métabolisme ne peut suffire à expliquer cette fuite. J'ai constaté en effet qu'elle n'apparaît pas sur les milieux régénérés dans lesquels j'ai introduit des animaux en petit nombre.

3° Chez *Rhabditis belari* apparaît un comportement particulier. En effet, on retrouve fréquemment les animaux de cette espèce enchevêtrés en un peloton, autour des mâles qui y sont peu nombreux. Cette particularité permet de déceler rapidement la présence des mâles dans une culture : je n'ai observé que très rarement la formation d'un peloton de ce genre en l'absence de mâles. Ainsi la rencontre des sexes semble s'accomplir dans cette espèce, grâce à un tropisme des femelles, qui les conduirait à se rassembler autour des mâles.

VI. — TECHNIQUES DE MONTAGE ET DE PRÉPARATION

L'anatomie des *Rhabditis* se voit avec la plus grande netteté sur l'animal vivant, par transparence. Mais il est indispensable d'obtenir des préparations fixées, permanentes. J'ai essayé des techniques variées pour obtenir ces préparations. Finalement, la technique de Loos (1902) m'a fourni les meilleurs résultats. Les animaux sont tués et fixés par l'alcool bouillant. Ils sont ensuite transportés dans un mélange alcool-glycérine dont on laisse évaporer l'alcool. Le montage se fait dans la glycérine liquide, la préparation étant ensuite lutée. Cette technique fournit des animaux dont les détails anatomiques sont bien conservés, mais beaucoup moins faciles à voir que sur l'animal vivant. D'autres techniques, montage au baume du Canada par exemple, fournissent des préparations qui paraissent plus agréables à l'œil, mais dans lesquelles les animaux sont déformés et où les détails de la cuticule disparaissent.

Les montages destinés à l'étude des phénomènes cytologiques présentent des difficultés beaucoup plus sérieuses. La fixation pose, en premier lieu, un problème délicat. J'ai fait d'abord de nombreux essais de fixation de l'animal entier, soit en vue du

montage *in toto*, soit pour l'inclusion double à la gélose-paraffine (suivant Chatton) et l'étude en coupe. La présence d'une cuticule peu perméable oblige à employer des fixateurs fortement acides, en particulier le sublimé nitrique de Petrunkewitsch. Ces réactifs aboutissent à des fixations brutales, qui altèrent considérablement l'aspect des figures nucléaires. La cuticule empêche aussi une bonne coloration sur l'animal entier : ou bien les colorants ne pénètrent pas, ou bien ils pénètrent et ne se différencient plus. La méthode des coupes ne m'a pas donné, elle non plus, toute satisfaction. Les propriétés fortement basophiles du cytoplasme et la présence d'un gros nucléole dans les cellules germinales y interdisent une bonne différenciation des colorants à base d'hématoxyline ; la coloration de Feulgen est, par ailleurs, inapplicable à ces préparations, car l'hydrolyse dissout la gélose dans laquelle sont maintenues les pièces. La coloration de Mann, par contre, permet sur les coupes une bonne étude de nucléole.

J'ai pu, cependant, réaliser une technique, grâce à laquelle j'ai obtenu des résultats satisfaisants. Le principe de la méthode consiste à disséquer la gonade, qui est ensuite fixée comme un frottis et colorée à l'aide du réactif de Schiff, suivant la technique de Feulgen.

La dissection se pratique de la façon suivante. L'animal est transporté, vivant, dans une goutte de Ringer, déposée sur une lame, sous le binoculaire. Un unique coup de scalpel (fragment de lame de rasoir), appliqué en un endroit adéquat, sectionne la cuticule. L'animal se contracte immédiatement en expulsant une partie de ses organes. Suivant l'emplacement de l'incision, on obtient ainsi la sortie de telle ou telle partie de la gonade. On peut parfaire la dissection en comprimant le corps de l'animal avec de fines aiguilles et ainsi expulser une fraction notable des organes sexuels. L'opération suivante consiste à faire adhérer les organes disséqués à la lame qui leur servira de support au cours des manipulations ultérieures. Ils sont, en effet, trop petits et trop fragiles pour être traités d'une autre manière. On obtient cette adhérence en aspirant, à l'aide d'une micropipette, la goutte de Ringer dans laquelle a été réalisée la dissection. On laisse ensuite s'évaporer la faible quantité de liquide qu'il n'a pas été possible d'aspirer. Cette opération doit s'accomplir rapidement. Une dessiccation trop lente ou trop poussée aboutirait à une altération des structures à étudier : l'évaporation ne doit porter que sur le liquide dans lequel baigne l'animal, sans toucher la gonade elle-même. Dès que ce résultat est atteint, on verse une goutte de fixateur : l'organe disséqué reste alors adhérent au verre.

Les gonades, ainsi délivrées de la cuticule qui les protégeait, ont pu être soumises à l'action de réactifs moins violents, fournissant des résultats plus sûrs. Comme fixateurs, j'ai principalement utilisé le sublimé acétique. Le mélange fort de Flemming m'a, lui aussi, fourni de bons résultats. L'étude des phénomènes nucléaires a été poursuivie, presque uniquement, sur de telles préparations, grâce à la coloration de Feulgen, les colorations à l'hématoxyline s'avérant inutilisables dans ce cas.

Cette technique présente toutefois certains inconvénients. D'une part, elle ne fait ressortir que la chromatine, l'étude des centrosomes sera donc justiciable de techniques différentes. D'autre part, la conservation des préparations de ce genre est assez inégale. Certaines d'entre elles se maintiennent en parfait état ; dans d'autres, au contraire, la fuchsine pâlit après un certain temps, rendant par là les figures peu lisibles.

Les organes sexuels montés de cette manière montrent tous leurs éléments en place. Les figures d'ovogenèse sont toujours complètes et faciles à étudier. L'étude des figures de spermatogenèse, par contre, présente quelques difficultés par suite de leur taille, plus faible d'une part, de la superposition de plusieurs plans cellulaires d'autre part. Afin d'obtenir des figures plus nettes, on peut dilacérer, avec des aiguilles, les parois de la gonade elle-même. Les cellules sexuelles s'étalent alors comme dans un frottis et fournissent des images très claires. Il est regrettable que cette opération modifie d'une manière très irrégulière la disposition relative des éléments topographiques. De même, l'étalement variable, que subissent les diverses cellules, modifie leurs rapports de taille. Malgré ses défauts, cette méthode m'a été d'une utilité extrême pour étudier la spermatogenèse.

VII. — OBSERVATION VITALE

J'ai pratiqué l'observation vitale des œufs. Il est facile d'obtenir des ovocytes de *Rhabditis* en disséquant la femelle qui les porte. Malheureusement, les ovocytes non fécondés, une fois extraits de la gonade dont la paroi les protège, se plasmolysent très rapidement dans les solutions de Ringer et de Tyrode, que j'ai utilisées. Après la pénétration du spermatozoïde, par contre, ils sont indifférents au liquide qui les baigne et peuvent être manipulés dans l'eau distillée.

Dans les œufs ainsi isolés, disposés en goutte pendante sur une lame creusée d'une concavité, on peut suivre, à l'aide des plus forts grossissements, les phénomènes de la fécondation et la segmentation des œufs. La vue des mouvements cytoplasmiques, décrits par Bütschli dès 1873 et étudiés par Spek en 1918, y est particulièrement saisissante.

J'ai complété cette observation vitale en colorant les œufs, que j'avais suivis sur le vivant. Ceux-ci adhèrent à la lamelle, qui a servi à l'observation grâce à une trace d'albumine, ajoutée au dernier moment et coagulée par le fixateur. Dans le cas des mitoses embryonnaires, difficiles à étudier, j'ai utilisé une technique beaucoup plus aléatoire : un coup de scalpel porté à la paroi de l'œuf aboutit à l'éclatement de celui-ci et à l'étalement de son contenu. Malgré une proportion importante d'échecs, on peut obtenir de cette manière des plaques équatoriales, étalées à plat, parfaitement lisibles.

DEUXIÈME PARTIE

LE MÉCANISME CHROMOSOMIQUE DE LA DÉTERMINATION DU SEXE

I. — CONNAISSANCES ACTUELLES SUR LA DÉTERMINATION DU SEXE CHEZ LES NÉMATODES

L'examen rapide auquel nous nous sommes livrés dans l'Introduction a montré que les Nématodes peuvent se reproduire suivant plusieurs modes différents. Nous avons constaté, d'autre part, que les proportions relatives d'animaux des deux sexes peuvent être très différentes suivant les espèces. Bien que ces faits aient été connus depuis les travaux de Schneider (1866), c'est seulement en 1900 que fut exprimée l'hypothèse d'une relation entre le mode de reproduction et la répartition des sexes. Faisant remarquer que les mâles n'ont pu être découvert chez de nombreuses espèces de Nématodes, Maupas écrit : « Nous sommes persuadés que, dans bien des cas, les mâles manquent de façon normale, et que l'avenir montrera qu'on se trouve en face de cas d'hermaphrodisme ou de parthénogenèse bien avérés. »

Dès cette époque, une interprétation adéquate des résultats fournis par une de ses expériences aurait permis à Maupas de comprendre la fonction des gamètes dans la détermination du sexe. En effet, chez une espèce hermaphrodite, *Rhabditis elegans*, où l'autofécondation, qui est de règle, ne fournit que des mâles rarissimes, il obtint, par le croisement d'un mâle et d'un hermaphrodite, l'apparition d'un grand nombre de mâles. Cette expérience précédait de sept années celle de Correns (1907) sur le croisement de *Bryona alba* × *Bryona dioica* : comme cette dernière, elle prouvait l'existence de deux types de gamètes dans un seul des deux sexes. Maupas n'a pas vu le parti qu'il pouvait tirer de ce résultat : « Le cas unique des vieilles femelles de *Rhabditis elegans*, écrit-il, refécondées avec un sperme d'origine hétérogame, et devenues en partie arrhénotoques, si intéressant qu'il puisse être, est tout à fait particulier et sans portée générale. » Il s'agissait, au contraire, d'une observation capitale, comme les recherches ultérieures l'ont bien montré.

L'étude de la gamétogenèse a permis, en effet, d'établir l'existence d'une hétérogamétie mâle, chez un grand nombre de Nématodes gonochoriques. Le premier, Gulick (1910) décrit des hétérochromosomes bien reconnaissables chez plusieurs espèces. En 1940, Walton donne une liste, elle-même incomplète, de quarante-huit espèces dont la gamétogenèse a été étudiée. La présence de deux sortes de gamètes chez le mâle a pu être vérifiée chez trente-neuf d'entre elles. Dans la plupart des cas, on trouve, au cours de la spermatogenèse, en dehors des autosomes qui sont normalement appariés, un ou plusieurs chromosomes univalents. Durant la première division de maturation, ces hétérochromosomes, simples ou multiples, se dirigent vers le même pôle du fuseau. La détermination du sexe s'accomplit donc, en général, suivant le type *Protenor* : XO — XX. L'existence d'un déterminisme de type XY a pu être démontrée dans certains cas. Chez *Contracæcum incurvum (Ascaris incurva)* (Goodrich, 1914-1916), un chromosome Y unique s'accouple à un chromosome X composé de huit éléments, Chez *Belascaris mystax*, les observations d'Edwards (1911) et de Walton (1921-1924) ont montré que la détermination suivant le type XY dérive, en réalité, d'un

mécanisme XO : en effet, les chromosomes X se sont secondairement fusionnés avec certains autosomes dont ils peuvent se détacher d'une manière accidentelle.

La présence des hétérochromosomes n'a pu être démontrée que par une voie détournée, chez plusieurs espèces où l'examen de la gamétogenèse ne permet pas, en général, de les mettre en évidence. C'est le cas, en particulier, de certains *Ascarides*, qui possèdent, dans leurs cellules germinales, des chromosomes complexes, dont un seul équivaut à plusieurs chromosomes somatiques. Ainsi, chez *Parascaris equorum univalens*, chacun des grands chromosomes de la lignée germinale se fragmente dans les cellules somatiques en vingt-deux ou trente chromosomes plus petits. En outre, les chromosomes des cellules germinales sont plus riches en chromatine que ceux des cellules somatiques : l'excès de celle-ci est éliminé au cours de la *diminution chromatique*, qui se produit en même temps que la fragmentation des chromosomes complexes. On conçoit que, dans les cellules germinales, les chromosomes sexuels, amalgamés aux autosomes, n'aient pu être aperçus que dans des cas exceptionnels : plusieurs auteurs ont décrit, en effet, la présence irrégulière chez le mâle d'un petit chromosome supplémentaire, chez la femelle de deux chromosomes surnuméraires, qu'ils considéraient comme des hétérochromosomes accidentellement séparés des autosomes (Boveri, 1889 ; Herla, 1894 ; Boring, 1909 ; Edwards, 1910 ; Frolowa, 1913). Le sens accordé à ces figures aberrantes restait discutable, jusqu'à ce que Geinitz (1915) eût dénombré les chromosomes dans les mitoses somatiques : il en trouve quarante-quatre chez la femelle et cinquante-deux chez le mâle, prouvant ainsi l'existence d'une différence constante dans le nombre des chromosomes chez les animaux des deux sexes. La détermination du sexe est donc, chez *Parascaris equorum*, sous la dépendance d'un complexe de huit chromosomes sexuels, qui, dans les cellules germinales, ont fusionné avec les autosomes.

Cette interprétation est cependant rejetée par Jeffrey et Haertl (1938), qui se refusent à considérer comme des chromosomes sexuels les éléments multiples dont la répartition s'effectue d'une manière inégale durant la spermatogenèse, chez *Ascaris lumbricoides* et *Toxocara canis*. D'après ces auteurs, les spermatozoïdes comporteraient, dans les deux espèces, des garnitures chromosomiques essentiellement variables : les irrégularités que l'on observe dans leur répartition au cours de la méiose témoigneraient, tout au plus, d'une origine hybride de ces espèces. Si les observations qu'ils apportent à l'appui de leur thèse soulèvent quelques difficultés aux interprétations formulées par Edwards et par Walton, ils ne permettent pas, cependant, de mettre en doute l'existence d'une hétérogamétie mâle chez la plupart des Nématodes dont les hétérochromosomes ne se présentent pas sous l'aspect d'éléments multiples.

Cependant certaines observations semblent montrer que le déterminisme du sexe peut obéir à d'autres règles que la loi simple d'homo-hétérogamétie. Ainsi quelques expériences ont prouvé que les conditions du milieu exercent parfois une influence sur la proportion des sexes. Chez les *Mermithides*, parasites de divers insectes, la différenciation sexuelle s'opère durant la vie parasitaire de la larve. Les études effectuées sur *Mermis subnigrescens* par Christie (1927-1929), celles de Caullery et Comas (1928) sur *Paramermis contorta*, ont montré que la répartition des sexes dépend du nombre de parasites qui sont hébergés par un même hôte. Lorsque l'insecte ne contient qu'un seul Nématode, ce dernier évolue toujours vers le sexe femelle. Les mâles apparaissent lorsque les parasites deviennent plus nombreux. La proportion des mâles s'élève de plus en plus, à mesure que s'accroît le nombre des parasites, jusqu'à entraîner la disparition presque totale des femelles. La détermination du sexe est donc, chez ces *Mermithides*, très tardive et soumise à l'influence des conditions de milieu déterminées par le groupement. Signalons, de plus, que l'existence d'intersexués y est connue de longue date (Meissner, 1854 ; Steiner, 1923).

Une observation analogue a été effectuée par Brumpt (1921) chez *Strongyloides papillosus*. Ce Nématode, habituellement parasite du Mouton, peut être transmis expérimentalement au Lapin. Il comporte une alternance de générations parasites et de générations libres. Cette dernière, lorsqu'elle est rejetée par le Mouton, comprend peu de mâles (environ 2 p. 1 000). Lorsque, par contre, la génération parasite

vit chez le Lapin, la génération libre qui lui fait suite comporte 37 p. 100 de mâles.

La gamétogenèse des espèces dont nous venons de parler n'a malheureusement pas été étudiée. Par contre, elle a été examinée très soigneusement, au cours d'expériences effectuées sur deux Nématodes du genre *Rhabdias*, animaux voisins des *Strongyloides* et dont la plupart sont parasites des Batraciens et des Reptiles. Ils comportent, eux aussi, une alternance de générations libres et parasites. La génération libre de *Rhabdias bufonis (Angiostomum nigrovenosum)* étudiée par Boveri (1911) est gonochorique, le mâle étant hétérogamétique ($2n = 11$). Chez *Rhabdias fülleborni*, Dreyfus (1937) a constaté également que le mâle de la génération libre fournit deux types de spermatozoïdes. La génération parasite qui en est issue a été examinée par les auteurs précédents, ainsi que par Schleip (1911). Elle est composée d'animaux, tous hermaphrodites et homogamétiques ($2n = 12$). Une seule hypothèse a été formulée pour expliquer l'apparition de la monogénie : l'un des deux types de spermatozoïdes, fournis par le mâle hétérogamétique, serait inactif. Si cette explication, difficile à vérifier, permet de comprendre la disparition de l'un des sexes, elle ne rend pas compte de l'apparition de l'hermaphrodisme. Chez les hermaphrodites, diverses irrégularités (non-disjonction, élimination d'un ou de deux hétérochromosomes) se produisent durant la spermatogenèse et aboutissent à la formation de spermatozoïdes comportant cinq, six et sept chromosomes, d'où apparition d'une génération libre qui comprend les deux sexes. La répartition des sexes que l'on observe dans ce cas confirme donc l'existence d'un déterminisme chromosomique. Mais nous sommes obligés de constater que, chez les *Rhabdias*, la répartition inégale des hétérochromosomes est liée à la génération hermaphrodite. Il est possible qu'elle soit soumise à l'influence de certains facteurs du milieu, suivant un processus comparable à celui qui permet à l'action de la température de se manifester sur l'orientation de l'hétérochromosome chez le Psychide *Talæporia tubulosa* (Seiler, 1920).

Ce bref exposé laisse donc présager l'existence, chez les Nématodes, de divers mécanismes qui concourent à la détermination du sexe. Leurs rapports réciproques sont sans doute variables suivant les espèces, et encore très mal éclaircis. Les *Rhabditis*, chez qui la plupart des types sexuels sont représentés, ont donné lieu, eux aussi, à un certain nombre d'études. Ils constituent pour ces recherches un matériel de choix par les possibilités d'expérimentation qu'ils offrent. Nous examinerons successivement les résultats obtenus en étudiant la répartition des sexes et la gamétogenèse, chez les espèces gonochoriques d'abord, chez les espèces hermaphrodites ensuite, et enfin ceux que fournit l'étude d'une espèce pseudogame.

II. — LE DÉTERMINISME DU SEXE CHEZ LES ESPÈCES GONOCHORIQUES

L'étude de quelques espèces gonochoriques, chez lesquelles la formation des gamètes, la fécondation et la répartition des sexes s'effectuent suivant un mode banal, va nous permettre d'établir les points de repère nécessaires, avant d'aborder l'examen des espèces dont la reproduction montre des processus plus aberrants. Nous examinerons d'abord les données statistiques que fournit l'analyse de la proportion des sexes. Nous étudierons ensuite les aspects cytologiques de la gamétogenèse et de la fécondation.

1. — La répartition des sexes.

Depuis Maupas, de nombreux auteurs ont analysé la répartition des sexes chez les espèces à mâles rares, hermaphrodites ou parthénogéné-

tiques. Par contre, l'étude des espèces chez lesquelles la proportion des sexes s'éloigne peu de l'égalité numérique n'a été faite que d'une manière superficielle.

J'ai pu, grâce à la méthode d'élevage que j'ai décrite dans la première partie, établir quelques données précises sur ce point. Il est, en effet, très facile de dénombrer les sexes dans la descendance que fournit chacun des couples isolés. Car, si l'apparition tardive de la différenciation sexuelle oblige à examiner les cultures lorsque les animaux qui y croissent arrivent à l'état adulte, la pratique des repiquages de génitèurs permet d'effectuer cette opération avec une sécurité parfaite : en effet, les animaux élevés sur une même goutte de gélose arrivent à maturité presque en même temps.

Pour caractériser la répartition des sexes, plusieurs notations sont possibles. J'ai utilisé constamment celle de Vandel (1941), qui est, sans doute, l'une des plus suggestives : cet auteur établit sous le nom d'indice andrique le pourcentage des mâles par rapport au nombre total d'animaxu des deux sexes.

A. — *Rhabditis strongyloides.*

Dans une première série d'expériences, j'ai examiné la descendance de 595 couples de *Rhabditis strongyloides* élevés à la température de 17° C. Chacun de ces couples a été suivi durant un temps compris entre deux et quinze jours et a été repiqué tous les deux jours. J'ai obtenu ainsi, au total, 15 345 descendants, parmi lesquels 7 317 mâles et 8 028 femelles, soit un indice andrique de 47,68.

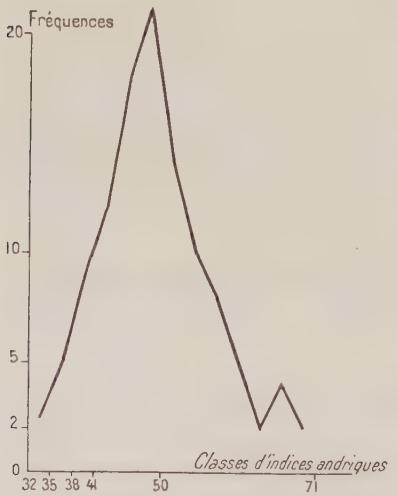


Fig. 4. — *Rhabditis strongyloides.* Polygone de fréquence des indices andriques.

Afin d'étudier la variabilité de la proportion des sexes, j'ai établi les indices andriques dans la descendance de chacun des couples étudiés. Lorsque, par suite d'une fécondité réduite, la descendance d'un couple ne comprend qu'un petit nombre d'individus, j'ai groupé les descendants de plusieurs couples, afin de faire porter le calcul des indices andriques sur des dénombrements assez importants (au moins 100 animaux des deux sexes). J'ai obtenu de cette manière 113 valeurs de l'indice andrique qui nous permettent d'étudier la variabilité de la distribution des sexes dans une série d'élevages. Les différents indices sont compris entre 32 et 68. J'ai divisé cet intervalle en douze classes et j'ai examiné la fréquence avec laquelle chacune d'entre elles est représentée. La répartition des indices entre les diverses classes est donnée dans le tableau I ; elle est exprimée

graphiquement par le polygone de la figure 4. Celui-ci comporte un seul sommet, situé au voisinage de la moyenne. Le calcul de l'écart type nous donne :

$$s = \pm 7{,}96.$$

Aucune discontinuité dans cette courbe ne permet de déceler l'existence d'une hétérogénéité dans la population étudiée.

Dans une seconde série d'expériences, j'ai élevé des animaux, appartenant à la même souche, à une température de 13° C. J'ai obtenu ainsi 11 264 descendants répartis en 5 420 mâles et 5 844 femelles, soit un indice andrique de 48,12.

Enfin un troisième groupe d'élevages a été pratiqué à 24° C. Il a fourni 1 794 mâles et 1 936 femelles, soit un indice andrique de 48,07.

Ainsi, trois séries d'expériences, effectuées à des températures échelonnées entre 13° et 24° C., n'ont manifesté aucune différence notable dans la proportion des sexes.

J'ai pu vérifier également que le vieillissement de la mère ne détermine aucune modification de l'indice andrique. En effet, la pratique des repiquages réguliers permet de séparer les descendances, fournies par un même couple, au cours des périodes successives de deux jours. On peut ensuite additionner les chiffres fournis par une série de couples différents de même âge. L'ensemble des élevages pratiqués à 13° C. m'a donné les résultats qui sont portés dans le tableau II. La différence des indices andriques, entre le premier et le dixième jour de ponte, est inférieure au quart de l'écart type : elle peut donc être difficilement considérée comme significative.

TABLEAU I

Rhabditis strongyloides.

Répartition des indices andriques dans les élevages.

Température : 17° C.

CLASSES D'INDICES ANDRIQUES	FRÉQUENCES
32 à 34	3
35 à 37	5
38 à 40	9
41 à 43	12
44 à 46	18
47 à 49	21
50 à 52	14
53 à 55	10
56 à 58	8
59 à 61	5
62 à 64	2
65 à 67	4
68 à 70	2

B. — *Panagrolaimus rigidus.*

J'ai examiné la descendance de 45 couples de cette espèce. Ils m'ont fourni au total 2 307 mâles et 2 097 femelles, soit un indice andrique de 52,38. Les indices, calculés dans la descendance de chaque couple, sont compris entre 40 et 62.

C. — *Rhabditis lambdiensis.*

Trente-trois couples m'ont donné au total 2 235 mâles et 2 987 femelles, soit un indice andrique de 42,80. Les indices extrêmes, fournis par les divers couples, sont compris entre 30 et 49.

D. — *Diplogaster Iheritieri.*

Vingt-sept couples de cette espèce m'ont fourni au total 985 mâles et 1 937 femelles, soit un indice andrique de 33,7. Les indices fournis par chacun de ces couples sont compris entre les chiffres extrêmes de 23 et 42. En additionnant les descendances fournies par l'ensemble des animaux de même âge, comme je l'ai déjà fait pour *Rhabditis strongyloides*, j'ai obtenu les chiffres du tableau III. Ceux-ci montrent que, chez *Diplogaster lheritieri*, comme chez *Rhabditis strongyloides*, le vieillissement des femelles ne détermine aucune modification significative de l'indice andrique dans la descendance.

TABLEAU II

Rhabditis strongyloides.

Influence de l'age de la mère sur l'indice andrique de la descendance.

Température : 13° C.

	NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES de femelles obtenues.	INDICES andriques.
1er et 2e jours de ponte.	890	1 021	46,6
3e et 4e — —	1 146	1 251	47,8
5e et 6e — —	1 168	1 296	47,4
7e et 8e — —	1 091	1 127	49,2
9e et 10e — —	1 125	1 149	49,5

TABLEAU III

Diplogaster lheritieri.

INFLUENCE DE L'AGE DE LA MÈRE SUR L'INDICE ANDRIQUE DE LA DESCENDANCE.

	NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES de femelles obtenues.	INDICES andriques.
1er jour de ponte.....	269	453	37,3
2e — —	277	566	32,9
3e — —	172	403	29,9
4e — —	107	196	35,3
5e — —	79	155	33,8
6e — —	81	164	33,2

CONCLUSION.

Les dénombrements que j'ai effectués permettent de constater chez deux espèces, *Rhabditis strongyloides* et *Panagnolaimus rigidus*, des indices andriques voisins de 50. Le faible écart observé, par rapport à l'égalité numérique des sexes, peut être dû à une mortalité différentielle. Chez *Rhabditis lambdiensis*, la proportion des sexes s'éloigne déjà, d'une manière plus importante, de l'égalité numérique. Il ne s'agit certainement pas d'un écart dû au hasard, car la marge de variabilité se trouve, en entier, chez cette espèce, confinée dans les chiffres inférieurs à 50. Quant à *Diplogaster lheritieri*, il fournit des indices andriques bas, se plaçant ainsi dans une position intermédiaire entre les espèces précédentes et celles chez lesquelles les mâles deviennent rares, espèces parthénogénétiques ou hermaphrodites que nous examinerons par la suite.

La variation de deux facteurs (température et âge de la mère) n'a permis d'introduire aucune modification dans la répartition des sexes. Il est probable que le mécanisme de la détermination du sexe est, dans ces espèces, indépendant des conditions réalisées dans l'élevage.

Les examens de variabilité n'ont fait apparaître aucune hétérogénéité dans les séries que j'ai étudiées. La variation que l'on observe reste, en effet, dans les limites d'écarts statistiques normaux. Il serait prématuré d'en conclure que, dans chaque espèce, l'indice andrique est fixé d'une manière caractéristique. Nous pouvons constater cependant que, dans une même souche, aucune disjonction n'a fait apparaître d'animaux s'écartant significativement du reste de la population par un indice andrique particulier.

2. — Le cycle chromosomique.

Parmi les *Rhabditis* gonochoriques, la cytologie de la gamétogenèse n'a été étudiée jusqu'à présent que chez une seule espèce, *Rhabditis pellio* Schneider (P. Hertwig, 1920 ; Kröning, 1923). Le mâle, hétérogamétique, est muni de 13 chromosomes, alors que la femelle en possède 14. Cette espèce est connue sous deux formes dont l'une est parthénogénétique. La forme amphimixique présente une gamétogenèse classique dans laquelle P. Hertwig ne décrit aucune irrégularité.

J'ai examiné la gamétogenèse des deux espèces gonochoriques dans lesquelles la distribution des sexes s'est montrée parfaitement régulière : *Rhabditis strongyloides* et *Panagrolaimus rigidus*. Grâce à la technique de préparation que j'ai décrite, j'ai pu observer les tubes génitaux étalés, qui présentaient les stades successifs de la différenciation des gamètes, disposés en série linéaire. Je négligerai, dans ce chapitre, la description des stades de la prophase méiotique, pour me cantonner à quelques moments caractéristiques pour l'étude de la garniture chromosomique. Nous examinerons donc les mitoses goniales, puis la diacinèse, enfin les cinèses de maturation et la fécondation.

A. — *Rhabditis strongyloides* (Pl. V, VI, VII et VIII).

a. Ovogenèse. — *Ovogonies.* — Les ovogonies se trouvent à l'extrémité du cul-de-sac ovarien. Ce sont de petites cellules, très nombreuses, presque entièrement remplies par un gros noyau muni d'un nucléole. La plupart d'entre elles sont au repos : la chromatine s'y présente alors sous la forme de grains, dont le nombre et la grosseur sont variables. Dans les ovogonies en voie de division, le nombre exact des chromosomes est difficile à lire à cause de la petite taille de la cellule. Les figures les plus claires dans lesquelles une plaque équatoriale se présente de face en montrent nettement 22 (Pl. V, fig. 1). Tous les chromosomes sont en forme de bâtonnets droits.

Diacinèse. — Les tétrades y sont bien visibles. Certaines présentent la forme en croix, caractéristique, dans laquelle les quatre éléments constitutifs se distinguent souvent très bien. On observe également un certain nombre de tétrades en anneaux. Puis, la condensation de la chromatine se poursuivant, les gemini prennent la forme de bâtonnets courts et épais, ou de gros points, disposés par paires. Certains de ces bâtonnets sont placés bout à bout, d'autres se joignent par leurs deux extrémités et peuvent se souder en anneaux. J'ai observé, dans un même ovaire, la série des figures 5, 6 et 7 (Pl. V), qui montrent bien la condensation progressive des gemini. Il est facile de dénombrer, à ce stade, les chromosomes qui sont bien individualisés, dans une cellule de grande taille. Les gemini y sont toujours au nombre de onze, et la structure double de chacun d'entre eux ne peut laisser place à aucun doute (Pl. VIII, fig. 3, 3*a* et 5).

Expulsion du globule polaire. — Les ovocytes restent en cet état jusqu'à la pénétration du spermatozoïde. Celle-ci s'opère par le pôle de l'œuf opposé à celui près duquel se trouve le noyau (Pl. V, fig. 11). Immédiatement après, commencent les cinèses de maturation. La membrane nucléaire disparaît, tandis que les gemini se disposent en plaque équatoriale (Pl. V, fig. 4), puis se scindent (Pl. V, fig. 2), aboutissant à l'expulsion de 11 chromosomes dans le premier globule polaire. Les 11 chromosomes qui restent dans l'œuf, d'abord simples (Pl. V, fig. 8), se clivent (Pl. V, fig. 10), puis, au cours de l'anaphase (Pl. V, fig. 9), apparaissent de nouveau deux plaques qui comportent chacune 11 chromosomes. Au moment des divisions de maturation, on voit nettement, sur le vivant, l'œuf se rétracter à l'intérieur de sa membrane et former une sorte d'entonnoir, dans lequel sont expulsés les globules polaires. Ceux-ci restent entre l'œuf et sa membrane. Leur chromatine se condense ensuite, et le premier globule polaire se divise parfois. En même temps, les chromosomes de l'ovocyte se dissolvent rapidement, tandis que la membrane nucléaire reparaît. Le pronucléus qui en résulte contient des filaments de chromatine, très fins, que leur faible colorabilité rend peu visibles. La chromatine du spermatozoïde subit, au même moment et aussi rapidement, une évolution parallèle (Pl. VI, fig. 2).

b. La spermatogenèse. — La spermatogenèse présente, dans le testicule, une disposition linéaire identique à celle que nous avons observée, dans l'ovaire, au cours de l'ovogenèse. Les spermatogonies sont semblables aux ovogonies : dans les noyaux en voie de division, le compte exact des chromosomes est toujours très difficile à faire ; quelques aspects favorables permettent d'en dénombrer 21 (Pl. VII, fig. 1). La diacinèse est plus fugitive dans la spermatogenèse que dans l'ovogenèse : les premiers stades, au cours desquels les chromosomes constituent des tétrades, en sont particulièrement brefs. A la fin de la diacinèse, le spermatocyte de premier ordre apparaît sous la forme d'une cellule assez grande, à l'un des pôles de laquelle on aperçoit le noyau. Celui-ci contient 10 gemini et 1 chromosome impair (Pl. VII, fig. 2, 3, 4 ; Pl. VIII, fig. 1, 1*a*, 2, 2*a*). Puis la membrane nucléaire disparaît, tandis que les gemini se disposent en plaque équatoriale (Pl. VIII, fig. 4, 4*a* ; Pl. VII, fig. 5). Relégué à l'extérieur de cette dernière, on retrouve toujours le chromosome impair. Durant l'anaphase de cette division, les gemini se scindent et les deux plaques qui se séparent comprennent chacune 10 chromosomes. Le chromosome impair reste d'abord en arrière (Pl. VII, fig. 6), puis il rejoint l'une des cellules filles. On obtient ainsi deux spermatocytes de deuxième ordre dont l'un contient 10 chromosomes et l'autre 11 (Pl. VII, fig. 7). Ceux-ci se dédoublent et la deuxième division commence aussitôt. La taille réduite des éléments chromatiques rend l'étude de cette division très difficile. J'ai pu, cependant, en photographier deux métaphases (Pl. VIII, fig. 6, 6*a*, 7, 7*a*). L'une est vue de face, l'autre de profil. Si l'on compare ces figures aux stades correspondant de la première division, on constate

immédiatement une différence de taille considérable. Sur la figure de profil, des superpositions rendent l'interprétation délicate : j'ai essayé cependant de faire cette interprétation dans le dessin qui accompagne la photographie. On aperçoit, sur le côté, un chromosome isolé qui est peut-être l'hétérochromosome. Sur la figure de face, il est facile de compter 10 éléments chromosomiques, dont la plupart sont nettement scindés. Durant l'anaphase de cette deuxième division, la chromatine se condense en un bloc qui caractérisera le spermatozoïde. La rapidité de cette condensation m'a empêché d'élucider, par l'observation directe, la manière dont se répartissent les chromosomes durant l'anaphase de la deuxième division de maturation. Le fait que les spermatocytes de deuxième ordre appartiennent à deux types différents nous autorise à penser que les spermatides présentent, elles aussi, les unes 11 chromosomes, les autres 10.

En général, les deux divisions de maturation se suivent sans que la division du cytoplasme se soit achevée. De ce fait, on observe souvent 4 spermatides, encore reliées entre elles, expulsant un lobe protoplasmique destiné à dégénérer (Pl. VII, fig. 8). Le cytoplasme de ces spermatides contient un nombre considérable de corpuscules réfringents. Ceux-ci apparaissent au cours des stades qui précèdent immédiatement la première division de maturation et grossissent rapidement. Après la deuxième division, ils sont assez volumineux pour être visibles sur un frottis, sans aucune coloration spéciale. Le lobe protoplasmique, qui est expulsé entre les spermatides, ne contient qu'un très petit nombre de ces corpuscules réfringents ; de plus, je n'y ai jamais trouvé trace de la présence de chromatine.

Les spermatozoïdes mûrs se présentent sous l'aspect de petites masses protoplasmiques, renfermant chacune un amas de chromatine en forme de grain ou d'anneau, ce dernier muni parfois d'une barre transversale. Leur cytoplasme contient de nombreux corpuscules réfringents qui ne se fusionnent pas entre eux, comme cela se produit dans les spermatozoïdes de *Parascaris equorum*. Tous ces éléments sont visibles sur le vivant, où les corpuscules se distinguent par leur réfringence particulière, et l'amas chromatique se présente sous la forme d'un globule jaunâtre, lui aussi très réfringent.

c. Fécondation et segmentation. — Après la formation des pronuclei, les chromosomes réapparaissent sous un aspect sensiblement différent de celui qu'ils présentaient jusqu'ici (Pl. VI, fig. 4). On trouve, dans chaque pronucleus, 10 ou 11 filaments, d'abord très fins, qui s'épaississent peu à peu. Les chromosomes présentent finalement la forme de bâtonnets droits, plus ou moins longs et épais. Les pronuclei se rapprochent progressivement et finissent par se rencontrer au milieu de l'œuf. Les asters se forment, tandis que les membranes des pronuclei disparaissent, et la première division de segmentation commence aussitôt (Pl. VI, fig. 1). Il se constitue ainsi des embryons à 21 ou 22 chromosomes suivant que le spermatozoïde en aura porté 10 ou 11. Les divisions de segmentation ultérieures montrent

des figures analogues à celles de la première division de segmentation, sans que l'on puisse voir aucun signe de fragmentation des chromosomes ou de diminution chromatique (Pl. VIII, fig. 8 et 8*a*).

d. Figures anormales. — Outre les phénomènes que je viens de décrire d'après des préparations très nombreuses, j'ai observé quelques figures que leur rareté me fait considérer comme anormales. La figure 3, planche VI, montre un œuf fixé après la formation de ses pronuclei. La position des globules polaires, proches de l'un des pronuclei, permet de reconnaître l'origine femelle de ce dernier. Dans le cytoplasme de cet œuf, on distingue, nettement indépendant des pronuclei, un chromosome isolé, tandis que, dans le pronucleus femelle, on ne peut compter que 10 éléments chromatiques. Une irrégularité, se produisant au moment de l'émission des globules polaires, a sans doute permis le rejet de ce chromosome qui ne participera peut-être pas à la fécondation.

La figure 12, planche V, montre un autre cas intéressant. L'œuf a expulsé son premier globule polaire et se trouve en métaphase de formation du second. Or, cette plaque métaphasique ne compte que 8 chromosomes. S'est-il produit une fusion de plusieurs éléments, ou bien les chromosomes manquants ont-ils été éliminés, dans le cytoplasme ou dans les globules polaires ? Rien ne permet de le savoir.

Enfin j'ai pu observer une troisième exception, fort intéressante (Pl. V, fig. 3). Il s'agit d'un œuf fécondé, et dans lequel l'expulsion du globule polaire présente un aspect très différent de ceux que j'ai décrits jusqu'ici. Nous sommes en présence d'un début d'anaphase vue de face ; on distingue facilement les deux plaques superposées. Alors que, chez tous les individus examinés, ces plaques sont formées de 11 chromosomes, elles comprennent, dans cette figure, une vingtaine de chromosomes simples, plus petits que leur taille habituelle à ce stade. Le nombre exact de ces chromosomes est difficile à établir : j'ai compté 20 éléments dans une plaque, 23 dans l'autre. L'animal qui a fourni cet œuf est, par ailleurs, tout à fait normal et porte des ovocytes qui contiennent le nombre habituel de chromosomes. Il ne s'agit donc pas d'un cas de polyploïdie. J'incline à voir, dans cette figure, la trace d'une disjonction précoce des gemini, disjonction introduite dès la métaphase de l'expulsion du premier globule polaire. Nous verrons un phénomène analogue se produire régulièrement dans l'expulsion du globule polaire unique chez une espèce pseudogame. Cette figure constitue peut-être un indice montrant qu'un mode de développement gynogénétique est possible chez *Rhabditis strongyloides*. C'est sans doute à une transformation de ce genre, devenue héréditaire, qu'a assisté P. Hertwig, lorsqu'elle vit apparaître, dans ses élevages de la forme normale, le type pseudogame de *Rhabditis pellio*.

B. — *Panagrolaimus rigidus* (Pl. VIII et IX).

La garniture chromosomique aux différents stades de la gamétogenèse est facile à étudier, chez cette espèce, par suite du petit nombre de chromosomes. La disposition relative des stades successifs y est la même que chez les autres *Rhabditis*. Cet animal se distingue cependant par la grande taille des noyaux qui sont situés dans la paroi des gonades (Pl. IX, fig. 2).

a. Ovogenèse. — Les ovogonies en voie de division contiennent 8 chromosomes en forme de bâtonnets. Au moment de la diacinèse, on trouve 4 gemini caractéristiques (Pl. VIII, fig. 9 et 13). Dès la pénétration du spermatozoïde, ceux-ci se disposent en plaque équatoriale (Pl. VIII, fig. 10), et les deux globules polaires sont expulsés l'un après l'autre (Pl. VIII, fig. 11 et 12). Les pronuclei se forment ensuite et se fusionnent suivant le mode habituel.

b. Spermatogenèse. — L'étude de la spermatogenèse ne permet pas de distinguer, chez cette espèce, la présence de chromosomes sexuels hétéromorphiques. Les spermatogonies contiennent 8 chromosomes comme les ovogonies (Pl. IX, fig. 2). La diacinèse fait apparaître 4 gemini (Pl. VIII, fig. 17, 18 et 19). Ceux-ci se divisent une première fois (Pl. VIII, fig. 20). Les spermatocytes de deuxième ordre contiennent alors chacun 4 chromosomes, qui se dédoublent au cours de la deuxième division (Pl. VIII, fig. 21, 22 et 23). Finalement les spermatozoïdes, de grande taille, contiennent chacun 4 chromosomes qui conservent leur individualité (Pl. IX, fig. 1).

c. Segmentation. — L'examen des œufs, jusqu'au stade seize cellules, ne m'a pas permis de constater une fragmentation des chromosomes.

d. Figures anormales. — J'ai observé, chez des femelles de cette espèce, plusieurs figures de diacinèse, qui comportaient huit éléments bien reconnaissables (Pl. VIII, fig. 14, 15, 16). La figure 14 de la planche VIII montre que chacun de ces éléments est formé d'un couple de chromosomes. La comparaison de ces figures avec les figures habituelles des stades correspondants montre que la taille des chromosomes est plus faible dans les figures exceptionnelles. On pourra se demander si ces ovocytes ont la valeur d'éléments polyploïdes ou s'ils résultent au contraire d'une fragmentation des chromosomes. Il est regrettable que les femelles contenant des œufs n'aient pas fourni de bonnes figures de mitoses ovogoniales ; il est donc impossible de savoir si le doublement du nombre des chromosomes s'est accompli au cours de l'ovogenèse ou s'il existait déjà dans les ovogonies. Les animaux qui contenaient de tels ovocytes semblaient entièrement normaux dans leurs caractères morphologiques.

Conclusion.

L'examen de la gamétogenèse de deux *Rhabditides* gonochoriques m'a permis de constater, chez l'un, l'existence d'une détermination chromosomique du sexe de type XO-XX, chez l'autre, l'absence d'hétérochromosomes cytologiquement démontrables. Ainsi, le défaut de chromosomes sexuels, qui n'avait été décrit que chez certains Nématodes parasites, très évolués, se retrouve chez un animal dont l'organisation est rudimentaire. L'impossibilité de mettre en évidence les hétérochromosomes n'oblige pas, cependant, à mettre en doute l'existence d'un mécanisme chromosomique pour la détermination du sexe. La constance de l'indice andrique, très proche de 50 chez *Panagrolaimus rigidus*, s'accorde parfaitement avec le mécanisme précis de la distribution des chromosomes ; elle peut donc être considérée comme un argument en faveur de la réalité d'une détermination chromosomique. On pourrait admettre alors que la détermination du sexe s'effectuerait, chez *Panagrolaimus rigidus*, suivant le type XY-XX, sans que l'on puisse discerner les chromosomes X et Y parmi les autosomes.

Par ailleurs, nous avons pu constater que, même chez ces espèces, dans lesquelles la répartition des sexes est si proche de l'égalité numérique, se présentent certaines anomalies qui, le cas échéant, pourraient intervenir pour modifier cette répartition. La non-disjonction des hétérochromosomes décrite par Kröning (1923), dans l'ovogenèse de *Rhabditis pellio*, la perte d'un chromosome que j'ai observée chez *Rhabditis strongyloides*, la multiplication du nombre des chromosomes constatée chez *Panagrolaimus rigidus*, n'ont pas provoqué de modifications apparentes dans les élevages, sans doute parce que ces phénomènes se présentent rarement. Il est hors de doute, cependant, que de telles anomalies sont capables de déterminer des changements dans la distribution des sexes, comme l'ont montré les nombreuses études faites sur l'intersexualité polyploïde. Nous aurons d'ailleurs l'occasion d'examiner les conséquences de la polyploïdie chez un *Rhabditis* hermaphrodite et de constater qu'effectivement elle aboutit à des modifications du type sexuel chez cet animal. Enfin, dans une dernière observation, nous avons constaté la possibilité d'une disjonction précoce des gemini chez *Rhabditis strongyloides*. C'est là un phénomène généralement lié à la parthénogenèse et que nous étudierons en même temps que celle-ci. Ainsi, même chez des espèces gonochoriques banales, nous apercevons, à travers quelques exceptions, les mécanismes qui dans d'autres espèces aboutiront à des types sexuels différents. Cette première étude nous permet donc de présumer l'existence, chez les *Rhabditides*, d'une certaine souplesse dans les mécanismes qui règlent la distribution des chromosomes au cours de la gamétogenèse. Cette souplesse est peut-être à l'origine de la variété des formes de reproduction chez ces animaux.

III. — LE DÉTERMINISME DU SEXE CHEZ LES ESPÈCES HERMAPHRODITES

En 1866, Schneider signalait l'existence, parmi les *Rhabditis*, d'espèces hermaphrodites représentées, exclusivement, par des animaux à morphologie femelle. Cependant, dans ces espèces, la disparition des mâles est rarement totale. Maupas (1900) et d'autres auteurs purent, grâce à des élevages prolongés, en trouver une faible proportion. On y rencontre aussi de vraies femelles, chez lesquelles l'ovaire ne forme pas de spermatozoïdes, ou encore des animaux dont un seul des deux ovaires passe par une phase de spermatogenèse. Le principal intérêt de cette variabilité réside dans les possibilités d'expérimentation qu'elle recèle. Ainsi nous avons vu que la présence des mâles a permis à Maupas de poser, sur un terrain expérimental, le problème de la détermination du sexe.

Comme pour les espèces gonochoriques, nous examinerons d'abord les résultats qu'apporte l'étude de la proportion des sexes. Nous passerons ensuite à l'examen cytologique.

1. — La répartition des sexes.

Les *Rhabditis* hermaphrodites sont certainement ceux chez lesquels la proportion des sexes est actuellement la mieux connue. J'ai groupé dans le tableau IV les chiffres obtenus dans les élevages pratiqués par divers auteurs. On constate que, parmi les dix-huit espèces hermaphrodites étudiées jusqu'à présent, la proportion des mâles ne dépasse 1 p. 100 que dans trois espèces. Cependant, on a vu, parfois, l'indice andrique dépasser les chiffres habituels. Ainsi E. Kruger (1913) trouve 3 p. 100 de mâles dans un élevage de *Rhabditis aberrans*, pratiqué à la fin du mois d'août 1911. Honda (1925) vit également apparaître des mâles dans un élevage de *Rhabditis dolichura*, qui avait été porté, durant un temps assez court, à une température élevée. Cette augmentation du nombre relatif des mâles a pu être obtenue, expérimentalement, en faisant appel à la fécondation croisée. J'ai cité plus haut l'expérience de Maupas sur *Rhabditis elegans*. Celle-ci fut réalisée de la manière suivante : après avoir isolé des hermaphrodites âgés, qui ont épuisé leur réserve de spermatozoïdes, Maupas constate qu'ils continuent à déposer des œufs non fécondés, incapables de se développer. Il ajoute alors à ces élevages d'hermaphrodites âgés des mâles obtenus grâce au tri de cultures abondantes, rassemblant ainsi en treize cultures 112 mâles et 138 hermaphrodites âgés. Sept cultures restent stériles ; les six autres fournissent une descendance qui comprend au total 127 mâles et 147 hermaphrodites. Bien que Maupas n'ait pas observé d'accouplements, les hermaphrodites ont certainement été fécondés par les mâles, puisque les cultures témoins sont restées stériles. Cette hétéro-fécondation a déterminé dans la descendance des hermaphrodites l'apparition de 46,3 p. 100 de mâles, soit une proportion très voisine de l'égalité numérique des sexes, telle qu'elle est réalisée dans les espèces gonochoriques. Mais, d'une part, la descendance des hermaphrodites, fécondés par un mâle, restait peu abondante. D'autre part, certains mâles résultant de la fécondation croisée étaient tout à fait anormaux, car, dans leurs testicules, se formaient à la fois des spermatozoïdes et des ovocytes. Maupas répéta ces essais de fécondation croisée sur plusieurs autres *Rhabditis* hermaphrodites, mais sans obtenir le même succès :

Chez *Rhabditis caussaneli* : 35 mâles et 42 hermaphrodites âgés ne fournissent que des œufs non fécondés.

Rhabditis marionis : 42 mâles et 28 hermaphrodites âgés donnent des œufs fécondés, parmi lesquels 150 à 200 ont été amenés jusqu'à l'état adulte et n'ont donné que des hermaphrodites.

Rhabditis duthiersi : 41 mâles et 62 hermaphrodites âgés donnent 1 mâle et 70 hermaphrodites.

Rhabditis perrieri : 35 mâles et 26 hermaphrodites âgés ne donnent aucun œuf fécondé.

Rhabditis dolichura : 5 mâles et 12 hermaphrodites âgés ne donnent aucun œuf fécondé.

Ces insuccès, s'ajoutant aux fluctuations observées dans les résultats de l'hétérofécondation chez *Rhabditis elegans*, ont conduit Maupas à la conviction que cette unique réussite ne pouvait avoir une portée générale.

En 1925, Honda reprend les expériences de Maupas sur *Rhabditis elegans* et sur *Rhabditis dolichura*. Avec la première espèce, il se heurte à un échec complet. Chez *Rhabditis dolichura*, par contre, le croisement d'un mâle et d'un hermaphrodite lui fournit une descendance comprenant 62 mâles et 181 hermaphrodites. Dans une seconde expérience, un mâle a été élevé en compagnie de 5 hermaphrodites. La descendance obtenue comprenait cette fois 194 mâles et 832 hermaphrodites. Tous les essais qui ont été faits par la suite, en vue de répéter cette expérience, aboutissent à des échecs.

TABLEAU IV

Proportions des sexes observés par divers auteurs chez des hermaphrodites autofécondés.

Rhabditis elegans	Maupas, 1900.	30 ♂ pour 20 000 ♀.
Rh. caussaneli	—	21 ♂ pour 15 000 ♀.
Rh. marionis	—	2 à 13 ♂ pour 1 000 ♀
Rh. perrieri	—	7 ♂ pour 1 000 ♀.
Rh. guignardi	—	10 ♂ pour 13 000 ♀.
Rh. duthiersi	—	35 ♂ pour 1 000 ♀.
Rh. viguieri	—	45 ♂ pour 1 000 ♀.
Rh. dolichura	—	5 ♂ pour 7 000 ♀.
Rh. coronata	—	5 ♂ pour 1 000 ♀.
Diplogaster robustus	—	3 ♂ pour 23 000 ♀.
D. minor	—	Aucun mâle observé.
D. maupasi	Potts, 1910.	10 à 30 p. 100 mâles.
D. linstowi	—	Proportion des mâles non déterminée.
Rh. sechellensis	—	—
Rh. gurneyi	—	Aucun mâle observé.
Rh. aberrans	Kruger, 1913.	0,4 p. 100 de mâles.
Rh. anomala	P. Hertwig, 1922.	Aucun mâle observé.
Rh. XX	Belar, 1923.	—
Rh. XVIII	— 1924.	—

Les tentatives d'hétérofécondation ont donc fourni des résultats inconstants. Le plus souvent, MAUPAS et HONDA furent incapables d'obtenir la fécondation d'un hermaphrodite par un mâle. Les deux auteurs attribuent cet insuccès au défaut d' « instinct sexuel » chez les mâles. Il faut noter, d'ailleurs, que leurs observations ne concordent pas d'une manière parfaite. En effet, tandis que MAUPAS obtient un résultat positif chez *Rhabditis elegans* et rencontre un échec chez *Rhabditis dolichura*, HONDA observe exactement l'inverse. Cette discordance nous permet de soupçonner l'existence d'imperfections dans leurs expériences.

Il semble, d'autre part, que la fécondation croisée n'exerce pas toujours la même influence sur la proportion des sexes. En effet, chez *Rhabditis elegans* et *Rhabditis dolichura*, elle a déterminé un accroissement considérable du nombre des mâles. Chez *Rhabditis marionis* et *Rhabditis duthiersi*, où elle paraît bien avoir été obtenue, elle n'a donné naissance qu'à des hermaphrodites. Il reste possible, cependant, que MAUPAS se soit trompé dans ce dernier cas. En effet, il est parfois difficile de déterminer avec certitude si un hermaphrodite a réellement épuisé son stock de spermatozoïdes. Une erreur de ce genre a peut-être permis l'apparition des descendances qui comportaient uniquement des hermaphrodites : celles-ci résulteraient alors non pas d'une fécondation croisée, mais bien de l'autofécondation habituelle.

Ainsi, malgré l'abondance des données que nous possédons sur les espèces hermaphrodites, celles-ci restent encore entachées d'incertitudes et de contradictions. Il m'a semblé que ces difficultés pouvaient tenir aux imperfections des méthodes utilisées jusqu'à présent. C'est pourquoi j'ai repris les expériences de MAUPAS et de HONDA, sur les mêmes espèces que ces auteurs, en me servant des méthodes que j'ai décrites.

A. — *Rhabditis dolichura.*

J'ai élevé isolément un grand nombre d'hermaphrodites de cette espèce, afin d'en examiner la descendance. J'ai pu vérifier ainsi que, grâce à l'autofécondation, ces animaux fournissent des descendants qui sont, eux aussi, hermaphrodites, identiques à leurs parents. De loin en loin, apparaissent quelques mâles. Le tableau V contient les chiffres que m'a fournis une série de 20 hermaphrodites. Dans ce tableau, chaque ligne horizontale correspond à la descendance d'un seul animal. On peut constater que les mâles ne dérivent pas de quelques animaux qui posséderaient des propriétés particulières : ils sont au contraire répartis au hasard. Les chiffres moyens que j'ai obtenus (1 mâle pour 437 hermaphrodites) sont plus élevés que ceux trouvés par MAUPAS chez cette espèce (1 mâle pour 1 400 hermaphrodites).

Tous les élevages que j'ai effectués m'ont fourni des résultats analogues, à l'exception d'une série dans laquelle j'ai observé une proportion de mâles qui dépassait nettement les chiffres habituels. Cette série a été obtenue dans les conditions suivantes. En plus des élevages d'hermaphrodites isolés, je conservais constamment une culture en masse, dans laquelle les animaux se développaient sans contrôle sur le milieu nutritif contenu dans une boîte de Petri. Cette culture était repiquée environ une fois par mois. Après un an d'élevage dans ces conditions, j'y ai prélevé 14 her-

maphrodites féconds, et j'ai eu la surprise d'en obtenir une descendance qui comprenait un nombre important de mâles. Craignant que les hermaphrodites aient été fécondés par des mâles, j'ai isolé, parmi cette descendance, un certain nombre de larves avant qu'elles n'aient atteint leur maturité sexuelle : certaines d'entre elles me fournirent, elles aussi, une

TABLEAU V

Rhabditis dolichura.

DESCENDANCES FOURNIES PAR DES HERMAPHRODITES AUTOFÉCONDÉS.

	NOMBRES DE MALES OBTENUS	NOMBRES D'HERMAPHRODITES OBTENUS
		46
		48
		145
	2	155
		220
		105
	1	36
		208
		169
		72
		51
	1	261
		168
		130
	1	207
		212
		226
		178
		241
	2	178
Total	7	3 056
Moyenne...	1 mâle pour 437 hermaphrodites.	

proportion appréciable de mâles. La même opération a été répétée durant 13 générations successives. Les descendances obtenues dans cette expérience sont reportées dans le tableau VI. Chaque ligne horizontale représente la descendance d'une série d'hermaphrodites, tous issus de la même mère. Dans la seconde colonne de ce tableau, j'ai indiqué le nombre d'hermaphrodites composant chaque série. Les mâles ont continué à apparaître en proportion supérieure à la normale jusqu'à la sixième génération. Dans les quatre premières générations, nous pouvons distinguer certaines séries qui semblent obéir aux règles habituelles, fournissant un indice andrique

TABLEAU VI

PROPORTIONS EXCEPTIONNELLES DE MALES FOURNIES PAR UNE SÉRIE DE *Rhabditis dolichura* ISSUE D'UNE CULTURE EN MASSE.

	NOMBRES de géniteurs dans chaque série.	NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES d'hermaphrodites obtenus.	INDICES andriques.
1re génération....	14	36	209	14,7
2e génération ...	8	126	637	16,5
	2	27	355	7,1
	3	41	176	18,9
	2	11	229	4,6
	4	1	429	0,2
	2		287	0
	2		315	0
	2	1	251	0,4
	2		359	0
	4	5	971	0,5
	11		220	0
Total de la 2e génération		212	4 229	4,8
3e génération ...	3	7	165	4,1
	6	117	1 063	9,9
	2	1	248	0,4
	2	24	233	9,3
Total de la 3e génération		148	1 709	8
4e génération ...	3		365	0
	3		356	0
	4	53	957	5,2
Total de la 4e génération		53	1 678	3
5e génération ...	5	2	561	0,4
	10	18	1 196	1,5
Total de la 5e génération		20	1 757	1,1

TABLEAU VI (*suite*).

	NOMBRES de géniteurs dans chaque série.	NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES d'hermaphrodites obtenus.	INDICES andriques.
6e génération ...	4	7	344	2
	9	4	767	0,5
	10	13	1 025	1,3
Total de la 6e génération		24	2 136	1,1
7e génération ...	4		231	0
	8		798	0
8e génération ...	4		189	0
	5	2	514	0,4
9e génération ...	4	3	603	0
	4		496	0,6
10e génération ...	4		553	0
11e génération ...	4		340	0
12e génération ...	4	1	285	0,3
13e génération ...	3			
Total de la 7e à la 13e génération.		7	4 212	0,2

inférieur à 0,5, et d'autres où l'indice andrique est toujours supérieur à 4. Les chiffres intermédiaires ne sont pas représentés. Il semble donc que l'on puisse parler d'une sorte de disjonction. Ce n'est que dans les cinquième et sixième générations qu'apparaissent des indices intermédiaires (1,5 — 1,3). A partir de la septième génération, tout rentre dans l'ordre : de la septième à la treizième génération, j'ai compté 7 mâles et 4 212 hermaphrodites, soit un mâle pour 602 hermaphrodites. Toutes les tentatives que j'ai effectuées par la suite afin de retrouver de tels hermaphrodites sont restées infructueuses. Cette observation unique s'est déroulée très rapidement; la première génération a été commencée le 9 août 1945, la cinquième était en cours dès les premiers jours de septembre. De ce fait, je n'ai pu examiner autant d'individus qu'il eût été utile de le faire, ni effectuer toutes les expériences désirables. Cependant la disjonction que j'ai notée, d'une part, l'évolution dans un sens constant, vers la raréfaction des mâles, d'autre part, rappellent la disjonction de caractères mendéliens, peu à peu éliminés par l'uniformisation qui résulte d'une auto-fécondation constante. On pourrait alors supposer que l'apparition de ces hermaphrodites particuliers est le résultat d'une mutation. Ce n'est là qu'une hypo-

thèse, que les faits apportés me semblent encore insuffisants pour confirmer d'une manière certaine.

J'ai essayé d'agir, par divers moyens, sur la proportion des sexes. J'ai d'abord soumis les hermaphrodites à l'action de températures extrêmes. Dans une première expérience, 5 animaux ont été portés durant une heure à 37° C., puis ramenés à 20° C. Quatre d'entre eux ne m'ont fourni aucune descendance; le cinquième est resté stérile pendant deux jours, puis a donné 2 mâles et 102 hermaphrodites. Une autre série d'hermaphrodites a été portée à basse température (+ 3° C.) durant quarante-huit heures, au moment de la spermatogenèse initiale. 9 animaux que j'ai traités de cette manière m'ont fourni, une fois ramenés à la température ordinaire, une descendance qui comprenait 1 mâle et 512 hermaphrodites, soit une proportion tout à fait normale.

TABLEAU VII

Rhabditis dolichura.

Croisements d'hermaphrodites avec des males issus d'hermaphrodites autofécondés.

NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES d'hermaphrodites obtenus.	INDICES ANDRIQUES
85	150	36,2
71	162	30,5
46	125	26,9
37	57	39,4
0	108	0
21	25	45,7
28	50	35,9
10	49	16,9

Enfin, reprenant les expériences de Maupas et de Honda, j'ai tenté de croiser les hermaphrodites à des mâles. J'ai opéré d'une manière très simple, en isolant, sur une même goutte de gélose, un mâle et un hermaphrodite arrivant à maturité sexuelle. Le tableau VII contient les résultats des huit essais que j'ai pratiqués. Nous voyons qu'à sept reprises différentes la fécondation croisée a déterminé un relèvement important de la proportion des mâles; dans un cas seulement, l'expérience a échoué. Les mâles de seconde génération ont été croisés à d'autres hermaphrodites et m'ont donné les mêmes résultats. En deux séries, de trois générations successives chacune, j'ai croisé ainsi 73 mâles à autant d'hermaphrodites. Ceux-ci m'ont donné une descendance composée de 3 362 mâles et 7 999 hermaphrodites, soit un indice andrique de 29,59. Parmi les 73 mâles que j'ai examinés, 15, soit un cinquième, ont fourni une descendance comportant moins de 5 p. 100 de mâles. Les 58 autres ont abouti

à des indices andriques compris entre 10 et 54. Je n'ai observé aucune structure anormale, aussi bien chez les mâles que chez les hermaphrodites obtenus : ceux-ci ont toujours été identiques aux hermaphrodites autoféconds habituels.

TABLEAU VIII

Rhabditis elegans.

DESCENDANCES D'HERMAPHRODITES ÉLEVÉS A 13° C., TRANSPORTÉS A 23° C. AU MOMENT DE LA MATURITÉ SEXUELLE.

	1er JOUR de ponte.	2e JOUR de ponte.	3e JOUR de ponte.	4e JOUR de ponte.
	64 ♂ ♀	4 ♂ ♀	0	0
	72 ♂ ♀	0	0	0
	60 ♂ ♀	1 ♂ et 1 ♂ ♀	1 ♂ ♀	0
	65 ♂ ♀	3 ♂ ♀	0	0
	75 ♂ ♀	1 ♂ ♀	1 ♂ ♀	0
	41 ♂ ♀	4 ♂ ♀	0	0
	85 ♂ ♀	1 ♂ et 4 ♂ ♀	0	0
	67 ♂ ♀	0	0	0
	60 ♂ ♀	3 ♂ et 3 ♂ ♀	0	0
	85 ♂ ♀	2 ♂ et 14 ♂ ♀	1 ♂ ♀	0
Total	674 ♂ ♀	7 ♂ et 34 ♂ ♀	3 ♂ ♀	0

B. — *Rhabditis elegans.*

Chez *Rhabditis elegans*, comme chez *Rhabditis dolichura*, j'ai examiné, en premier lieu, la descendance fournie par les hermaphrodites autoféconds. 38 hermaphrodites, élevés isolément à des températures comprises entre 18° et 22° C., m'ont donné au total 6 mâles et 3 411 hermaphrodites, soit 1 mâle pour 569 hermaphrodites. Ces chiffres sont très voisins de ceux qu'a obtenus MAUPAS (1 mâle pour 667 hermaphrodites).

J'ai examiné plus longuement l'action des températures comprises entre 21° C. et 25° C. Une série importante d'élevages pratiqués à 21° C., m'a fourni, pour les hermaphrodites autoféconds, une moyenne de 2 687 descendants par animal. En dénombrant les sexes dans la descendance de 11 hermaphrodites, j'ai trouvé 2 mâles et 2 160 hermaphrodites.

Une seconde expérience a été effectuée à la température de 23° C. Dans une première série, les hermaphrodites, maintenus depuis l'éclosion à une température de 13° C., sont portés au moment de la maturité sexuelle à 23° C. La descendance est ensuite examinée chaque jour. Les résultats de cette expérience sont portés dans le tableau VIII. Nous constatons une fécondation normale durant le premier jour de ponte qui ne fournit aucun mâle. Durant les deuxième et troisième jours, par contre, la fécondité est fortement réduite, et l'on obtient 7 mâles et 37 hermaphrodites, soit une très forte proportion de mâles. Dans une seconde série, j'ai élevé entièrement les hermaphrodites à la température de 23° C. 37 animaux ont fourni au total 70 mâles et 699 hermaphrodites, soit un indice andrique de 9,1. La fécondité moyenne est ici de 21 descendants par hermaphrodite, chiffre très faible, qui n'atteint pas le dixième de la fécondité observée à 21° C.

TABLEAU IX

Rhabditis elegans,

Descendances d'hermaphrodites élevés d'abord a 13° puis a 25° C.

	1er jour de ponte 13° C.	2e jour de ponte 25° C.	3e jour de ponte 25° C.	4e jour de ponte 25° C.
	37 ♂ ♀	33 ♂ ♀	0	0
	33 ♂ ♀	31 ♂ ♀	0	0
	31 ♂ ♀	25 ♂ ♀	0	0
	28 ♂ ♀	31 ♂ ♀	0	0
	19 ♂ ♀	14 ♂ ♀	0	0
	24 ♂ ♀	26 ♂ ♀	0	0
	40 ♂ ♀	20 ♂ ♀	0	0
	33 ♂ ♀	1 ♂ ♀	0	0
	17 ♂ ♀	33 ♂ ♀	0	0
Total	262 ♂ ♀	204 ♂ ♀	0	0

Enfin une troisième expérience a été effectuée à 25° C. Les animaux soumis à cette température durant toute leur existence sont entièrement stériles. Ceux qui sont élevés à 13° C. et portés à 25° C. au moment de la maturité sexuelle fournissent une descendance durant le premier jour, puis s'arrêtent. Le tableau IX montre les résultats d'une telle série, dans

laquelle les animaux ont été maintenus à 13° C., jusqu'au premier jour de ponte inclus, et n'ont été portés à 25° C. qu'à partir du deuxième jour. On voit que cet élevage n'a fourni aucun mâle. Enfin, dans une dernière série, j'ai élevé les larves à 25° C. et les ai transportées à 13° C. dès leur maturité sexuelle. Les résultats de cet élevage sont portés dans le tableau X. Nous voyons que, durant le premier jour de ponte, les animaux sont restés stériles. La fécondité se relève un peu par la suite, mais reste très faible, et j'ai obtenu au total 5 mâles et 31 hermaphrodites.

TABLEAU X

Rhabditis elegans.

DESCENDANCES D'HERMAPHRODITES ÉLEVÉS A 25°, SE REPRODUISANT A 13° C.

	1er JOUR de ponte.	2e JOUR de ponte.	3e JOUR de ponte.	4e JOUR de ponte.	5e JOUR de ponte.	6e JOUR de ponte.
	0	0	0	0	0	0
	0	1 ♂ ♀	0	1 ♂ ♀	0	0
	0	0	3 ♂ ♀	1 ♂ et 2 ♂ ♀	3 ♂ et 4 ♂ ♀	2 ♂ ♀
	0	0	0	1 ♂	0	0
	0	0	1 ♂ ♀	0	1 ♂ ♀	0
	0	3 ♂ ♀	3 ♂ ♀	0	0	0
	0	0	2 ♂ ♀	2 ♂ ♀	0	0
	0	0	2 ♂ ♀	4 ♂ ♀	0	0
	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0
Total	0	4 ♂ ♀	11 ♂ ♀	2 ♂ et 9 ♂ ♀	3 ♂ et 5 ♂ ♀	2 ♂ ♀

L'action des températures élevées a donc permis d'obtenir un pourcentage de mâles supérieur à la proportion normale. Mais la fécondité décroît en même temps qu'apparaissent les mâles, et la stérilité complète se produit dans un intervalle de température extrêmement bref : à 21° C. nous n'observons aucune anomalie, à 25° C. la stérilité est totale. Les expériences au cours desquelles les animaux ont été successivement élevés à deux températures différentes montrent que l'action de la température s'exerce sur un stade précoce de l'ovogenèse. En effet, lorsque les hermaphrodites sont d'abord élevés à 13° C., et qu'ils sont ensuite transportés à une température plus élevée, ils fournissent, pendant le premier jour, une descendance qui reste normale en quantité et en pourcentage de mâles. Ce n'est

TABLEAU XI

Rhabditis elegans.

Croisements d'hermaphrodites avec des males issus d'hermaphrodites colchicinés.

NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES d'hermaphrodites obtenus.	INDICES ANDRIQUES
52	84	38,2
3	216	1,4
28	154	15,4
2	92	2,1
16	103	13,4
0	207	0
1	125	0,8
53	81	39,6
1	143	0,7

TABLEAU XII

Rhabditis elegans.

Croisements de males et d'hermaphrodites issus de cultures traitées par la chaleur.

NOMBRES DE MALES OBTENUS	NOMBRES D'HERMAPHRODITES OBTENUS
8	11
1	12
4	5
0	3

qu'au deuxième jour qu'apparaissent, à la fois, la réduction de la fécondité et les mâles. Les premiers ovocytes déposés à la température la plus élevée n'ont donc manifesté aucune sensibilité particulière à son action. La modification de l'indice andrique ne peut être, pour cette raison, attribuée à une action qu'exercerait la chaleur sur l'embryon ou sur la larve.

J'ai essayé, par ailleurs, de déterminer des modifications dans la proportion des sexes, en soumettant les hermaphrodites à l'action de la colchicine. 10 animaux ont été placés, durant vingt-quatre heures, au moment de leur phase initiale de spermatogenèse, dans des solutions de colchicine dont les concentrations étaient comprises entre 1/100 et 1/2 000. Ils ont été ensuite reportés sur le milieu d'élevage habituel, et j'ai examiné leur descendance. Le passage dans les solutions de colchicine de concentrations supérieures à 1/500 a déterminé la stérilité complète. Les ani-

maux soumis à des concentrations plus faibles m'ont fourni au total 9 mâles et 1 106 hermaphrodites, proportion faible, mais néanmoins supérieure à la normale. Le trouble apporté par la colchicine au déroulement normal de la gamétogenèse se traduit donc par un léger relèvement de la proportion des mâles.

Enfin, j'ai repris, sur *Rhabditis elegans*, les essais de fécondation croisée, et j'ai obtenu, chez cette espèce, les mêmes résultats que chez *Rhabditis dolichura*. 80 couples ont été constitués à l'aide d'hermaphrodites et de mâles. Les mâles étaient, pour la première génération, issus d'hermaphrodites autofécondés ; par la suite, j'ai utilisé les mâles obtenus grâce à la fécondation croisée. Ces couples m'ont donné, au total, 4 033 mâles et 11 859 hermaphrodites, soit un indice andrique de 26,38. Seul, un petit nombre de croisements est resté sans succès ; sur un total de 80 mâles essayés, 14 seulement ont abouti à des indices andriques inférieurs à 5. Tous les autres sont compris entre 7 et 49. On observe donc environ un sixième de mâles « inactifs », proportion voisine de celle que nous avions rencontrée chez *Rhabditis dolichura*.

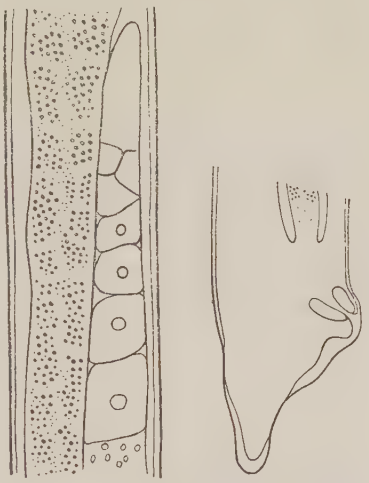


Fig. 5. — *Rhabditis elegans*. Hermaphrodite à structure de mâle. A gauche, le sommet de l'ovotestis unique. A droite, l'extrémité caudale.

J'ai examiné, séparément, l'influence qu'exercent sur la proportion des sexes les mâles obtenus grâce à l'action de la colchicine sur les hermaphrodites. Accouplés à des hermaphrodites, ces mâles ont fourni les résultats portés dans le tableau XI. Nous voyons que quatre d'entre eux donnent des indices andriques faibles, égaux ou inférieurs à 2. La proportion de mâles inactifs semble donc plus élevée que parmi les mâles issus d'hermaphrodites non traités.

Dans une dernière expérience, j'ai croisé ensemble des mâles et des hermaphrodites issus de culture qui avaient été portées à 25° C. (cultures du tableau IX). Les résultats de ces croisements, effectués eux-mêmes à 21° C., sont portés dans le tableau XII. Nous voyons que ces animaux ont été très peu féconds. L'action de la température élevée sur la mère a donc causé un trouble dans les propriétés de la génération suivante. D'autre part, deux mâles, obtenus à la suite de ces croisements, étaient en réalité des hermaphrodites identiques aux mâles hermaphrodites, décrits par Maupas (1900). Après une première phase de spermatogenèse apparaissent dans les testicules des ovocytes caractéristiques (fig. 5). Ces mâles présentent, en outre, quelques détails morphologiques intéressants. Leur taille est plus élevée que celle des mâles normaux et se rapproche de celle d'une femelle. Chez l'un d'entre eux, la bursa et les spicules sont mal

constitués et très rudimentaires, comme le montre la figure 5. Chez l'autre, ces dispositifs présentent l'aspect habituel.

Conclusion.

Les expériences que j'ai effectuées sur *Rhabditis dolichura* et *Rhabditis elegans* permettent de confirmer certaines observations de Maupas et de Honda, effectuées chez ces mêmes espèces. Les mâles sont rares dans la descendance des hermaphrodites autofécondés, lorsque ceux-ci sont élevés à des températures comprises entre + 3° C. et + 21° C. Ils apparaissent alors, au hasard, dans la descendance de l'un ou l'autre des hermaphrodites en expérience, sans qu'il soit possible de discerner parmi ces derniers des animaux particulièrement androgènes. Dans un élevage de *Rhabditis dolichura*, cependant, j'ai obtenu des hermaphrodites qui fournissent une proportion de mâles supérieure aux chiffres habituels. La disjonction qui s'opère, dans cette série, entre les hermaphrodites générateurs de mâles et ceux qui font retour aux caractéristiques habituelles m'a conduit à émettre, avec les plus grandes réserves toutefois, l'hypothèse d'un déterminisme génétique de cette propriété.

Contrairement à ce qu'avaient observé Maupas et Honda, les expériences de fécondation croisée entre mâles et hermaphrodites m'ont fourni des résultats qui, dans l'ensemble, sont très homogènes. Le croisement aboutit à un relèvement considérable de la proportion des mâles. Il faut en conclure que, tandis que les spermatozoïdes des hermaphrodites apportent tous un potentiel identique de différenciation sexuelle, ceux des mâles possèdent des propriétés différentes et appartiennent, sans aucun doute, à deux catégories. Après la fécondation croisée, l'indice andrique reste, cependant, inférieur aux valeurs que j'ai trouvées dans les espèces gonochoriques. Cette différence est due sans doute au mélange, dans les voies génitales de l'hermaphrodite, de ses spermatozoïdes propres, tous thélygènes, avec ceux des mâles. On comprend facilement que, suivant l'abondance de l'insémination par le mâle, l'indice andrique de la descendance puisse être plus ou moins élevé.

Parmi les mâles, un sur six, seulement, reste « inactif », aussi bien chez *Rhabditis elegans* que chez *Rhabditis dolichura*. L'exception n'est donc plus représentée par les mâles androgènes comme dans les expériences de Maupas et de Honda.

Plusieurs autres facteurs (température élevée, colchicine) sont capables de déterminer dans la descendance des hermaphrodites l'apparition de mâles en nombre plus élevé que dans les élevages témoins. Ils aboutissent en même temps à une baisse de la fécondité. De plus, les animaux issus de parents ainsi traités sont nettement anormaux : leur fécondité est faible et, parmi les mâles, une proportion élevée reste inactive. Quelques-uns même sont hermaphrodites. Les propriétés aberrantes de cette seconde génération, pourtant élevée dans les conditions habituelles, nous

obligent à supposer un changement d'ordre génétique : les gamètes de la génération précédente ont sans doute été modifiés par l'action des facteurs auxquels ils ont été soumis. Il est possible, alors, que les mâles ainsi obtenus ne possèdent pas la même constitution génétique que la plupart des mâles issus des hermaphrodites non traités. Nous serions ainsi conduits à admettre l'existence de deux types de mâles, dont l'un ne peut être comparé aux mâles des espèces gonochoriques. Peut-être tous les mâles inactifs appartiennent-ils à ce second type ? L'existence de ces mâles particuliers permettrait d'apporter une explication aux résultats contradictoires et aux échecs rencontrés par Maupas et par Honda. L'examen cytologique va nous permettre de vérifier directement l'exactitude de cette hypothèse.

2. — Le cycle chromosomique des espèces hermaphrodites.

Parmi les *Rhabditis* hermaphrodites qui ont été décrits, quatre seulement ont donné lieu, jusqu'à présent, à un examen cytologique. Chez deux d'entre eux, *Rhabditis elegans* et *Rhabditis dolichura* (Honda, 1923) l'amphimixie est de règle. Chez les deux autres, *Rhabditis aberrans* (Kruger, 1913) et *Rhabditis XX* (Belar, 1923), le développement de l'œuf s'effectue suivant le mode pseudogame. Dans aucune de ces espèces les mâles n'ont pu être étudiés.

Chez tous ces hermaphrodites, on trouve un nombre pair de chromosomes ($2\ n = 12$ chez *Rhabditis elegans* et *R. dolichura* ; $2\ n = 18$ chez *Rhabditis aberrans* ; $2\ n = 24$ chez *Rhabditis XX*). Chez les trois premières espèces, la spermatogenèse se déroule suivant le schéma classique. Elle aboutit à une réduction chromatique normale et fournit, généralement, un seul type de spermatozoïdes. Chez *Rhabditis aberrans*, par contre, la première division de maturation est réductionnelle pour les autosomes, équationnelle pour les hétérochromosomes. Ceux-ci sont réduits au cours de la seconde division seulement. La spermiogenèse comporte l'élimination d'un lobe protoplasmique, dans lequel reste parfois l'un des hétérochromosomes, provoquant ainsi la formation de quelques spermatozoïdes munis seulement de huit chromosomes. Ce phénomène est analogue à celui décrit par Schleip (1911) chez *Rhabdias bufonis* et par Dreyfus (1937) chez *Rhabdias fülleborni*. Chez *Rhabditis XX*, la formation des gemini est imparfaite, ce qui détermine une répartition très irrégulière des chromosomes entre les spermatozoïdes. Quant à l'ovogenèse, elle est identique, chez les hermaphrodites amphimixiques, à celle que nous avons trouvée dans les espèces gonochoriques. Deux globules polaires sont expulsés, et l'on obtient des ovotides qui comportent toutes six chromosomes. Dans les espèces qui sont, de plus, pseudogames, l'ovogenèse se déroule suivant un mode différent, que nous examinerons plus loin.

Le fait que les mâles n'aient pu être étudiés jusqu'à présent n'a permis que de faire des hypothèses sur leur équipement chromosomique et le mécanisme qui leur donne naissance. Tous les auteurs les interprètent

d'après les observations faites chez les *Rhabdias* hermaphrodites. Les mâles posséderaient un chromosome de moins que les hermaphrodites, ce chromosome ayant été perdu durant la gamétogenèse. La perte de ce chromosome pourrait s'effectuer soit au moment de la spermiogenèse (Kruger), soit durant l'ovogenèse (P. Hertwig).

Afin de vérifier ces hypothèses, j'ai examiné la gamétogenèse des mâles et des hermaphrodites chez les deux espèces dont j'avais étudié la proportion des sexes.

A. — *Rhabditis dolichura* (Pl. X et XI).

a. Les hermaphrodites. — *Gonies :* Les gonocytes se trouvent dans le cul-de-sac ovarien et présentent le même aspect que dans les espèces gonochoriques : petites cellules presque entièrement remplies par leur noyau. La chromatine y est répartie en grains. Dans les cellules en voie de division, on peut compter douze chromosomes (Pl. X, fig. 1).

Spermatogenèse : Les premières cellules qui arrivent à maturité dans l'ovotestis vont former des spermatozoïdes. La diacinèse montre clairement la présence de six gemini dont certains sont parfois couplés d'une manière assez lâche (Pl. X, fig. 2, 3, 4). Les gemini se disjoignent au cours de la première division de maturation. Durant l'anaphase, les chromosomes se déplacent, le plus souvent, sur un même plan (Pl. X, fig. 5). Parfois l'un des couples reste en arrière et se scinde avec un certain retard ; après quoi, les chromosomes qui résultent de cette division gagnent les pôles opposés (Pl. X, fig. 10, 11). J'ai observé plusieurs fois de tels retards dans la série d'hermaphrodites qui m'a donné un nombre élevé de mâles. La deuxième division de maturation est difficile à analyser à cause de la petite taille des éléments et de leur tendance à se condenser. Cependant, certaines figures favorables permettent de distinguer six chromosomes dans chacune des spermatides (Pl. X, fig. 6). Immédiatement après, la chromatine se condense et constitue un amas en forme de grain ou d'anneau, très réfringent sur le vivant. En même temps, un résidu cytoplasmique est expulsé entre les quatre spermatozoïdes (Pl. X, fig. 12). Dans aucun cas, je n'ai pu y apercevoir l'élimination d'un chromosome.

Ovogenèse : La diacinèse montre six gemini dans l'ovogenèse comme dans la spermatogenèse (Pl. X, fig. 13). Après la pénétration du spermatozoïde, les divisions de maturation commencent. Les figures 14 à 17 de la planche X montrent l'expulsion du premier globule polaire. Les six gemini se disjoignent ensemble. Parfois (Pl. X, fig. 16) l'un d'entre eux prend un léger retard. L'émission du deuxième globule polaire se produit d'une manière analogue et comporte, elle aussi, l'élimination de six chromosomes (Pl. X, fig. 18).

b. Les males. — Les figures de spermatogenèse sont, chez le mâle, légèrement différentes de celles que nous avons vues chez les hermaphro-

dites. Dans les gonocytes en voie de division, nous trouvons onze chromosomes (Pl. XI, fig. 2), soit un de moins que chez les hermaphrodites. La diacinèse montre cinq gemini, auxquels s'ajoute un chromosome sexuel impair (Pl. XI, fig. 3, 4, 5). Au cours de la première division de maturation, les gemini se séparent. En même temps, l'hétérochromosome qui reste au centre apparaît scindé et, le plus souvent, se divise : les chromosomes qui en résultent gagnent ensuite les pôles opposés (Pl. XI, fig. 5 et 7). Cette division est donc réductionnelle pour les autosomes, mais elle est équationnelle pour l'hétérochromosome. Il peut arriver que la division de l'hétérochromosome ne se termine pas : il se dirige alors vers l'un des pôles, en entier, tout en conservant son aspect scindé (Pl. XI, fig. 7). Les spermatocytes de deuxième ordre peuvent donc être de trois types différents. Tous comportent le nombre réduit d'autosomes. De plus, les uns contiennent un hétérochromosome qui s'est divisé une fois, d'autres contiennent un hétérochromosome non divisé; les derniers, enfin, ne possèdent aucun hétérochromosome. La seconde division de maturation compense, semble-t-il, ces différences pour aboutir à la constitution de deux types de spermatides seulement. J'ai porté l'ensemble des processus observés sur le schéma de la figure 6 :

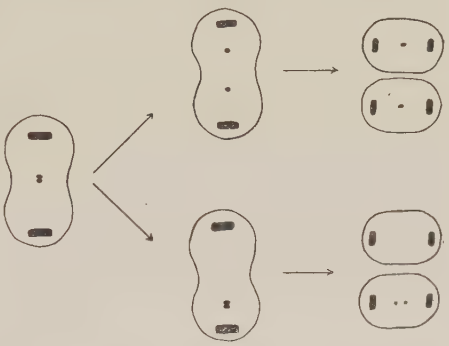


Fig. 6. — *Rhabditis dolichura*. Schéma des processus suivant lesquels peut s'effectuer la réduction chromatique dans la spermatogenèse des mâles. En haut, la première division est équationnelle pour l'hétérochromosome. En bas, la première division est réductionnelle pour l'hétérochromosome.

1° Dans certains cas, un hétérochromosome unique s'attarde entre les deux plaques anaphasiques de la deuxième division pour rejoindre ensuite l'une d'elles sans se diviser (Pl. XI, fig. 5, 9). Lorsqu'on peut distinguer les deux spermatocytes de deuxième ordre, issus d'un même spermatocyte de premier ordre, on constate qu'ils présentent tous deux des figures identiques. Cet aspect fait suite sans doute à une division équationnelle de l'hétérochromosome au cours de la première division. Il aboutit à la formation de spermatides contenant les unes six chromosomes, les autres cinq chromosomes.

2° Dans d'autres cas, on voit l'hétérochromosome se diviser entre les plaques anaphasiques, chacun des éléments fils gagnant ensuite l'un des pôles (Pl. XI, fig. 10). Le spermatocyte frère ne possède alors aucun hétérochromosome. Ces aspects suivent sans doute une première division de maturation réductionnelle pour l'hétérochromosome. Ils ne fournissent eux aussi que deux types de spermatides.

J'ai observé, cependant, quelques figures, qui ne peuvent aboutir qu'à des spermatides contenant un nombre aberrant de chromosomes. La

figure 8 de la planche XI, par exemple, montre l'hétérochromosome scindé, mais non divisé, se diriger en entier vers une même spermatide durant la deuxième division de maturation. Nous avons donc ici trois spermatides sans hétérochromosome et une quatrième contenant un hétérochromosome qui est en quelque sorte double. La figure 6 de la planche XI est encore plus curieuse. Nous y voyons, au cours de la deuxième division de maturation, l'hétérochromosome divisé, se scinder une nouvelle fois durant son ascension vers les pôles.

Tous les aspects que j'ai décrits se rencontrant chez un même animal : ils montrent que la répartition de l'hétérochromosome est sujette à une certaine variabilité.

c. Fécondation et segmentation. — Les figures que fournissent la fusion des pronuclei et la première division de segmentation confirment les résultats obtenus dans l'étude de la gamétogenèse. On observe en effet des pronuclei à cinq et à six chromosomes. La figure 19 de la planche X montre ainsi deux pronuclei en voie de se fusionner. Quant aux divisions de segmentation, elles montrent soit 12 chromosomes (Pl. X, fig. 20) et correspondent alors à un œuf femelle, soit seulement 11 chromosomes et fourniront sans doute un mâle (Pl. XI, fig. 1).

B. — *Rhabditis elegans* (Pl. IX et XII).

Nous avons vu plus haut que, chez *Rhabditis elegans*, la détermination du sexe semble s'opérer de manières différentes, suivant que les animaux sont élevés à des températures inférieures ou supérieures à 22° C. L'examen cytologique confirmant cette prévision, nous étudierons séparément les phénomènes observés dans les élevages qui sont pratiqués à ces diverses températures.

a. — Animaux élevés entre + 3° C. et + 21° C.

L'examen des hermaphrodites et des mâles montre que *Rhabditis elegans* possède le même nombre de chromosomes que *Rhabditis dolichura* : $2n = 12$ pour les hermaphrodites, $2n = 11$ pour les mâles. Le déroulement des divisions de maturation est identique dans les deux espèces. Les figures des planches IX et XII en fournissent quelques aperçus typiques.

J'ai noté cependant quelques légères différences. Ainsi, chez les hermaphrodites de *Rhabditis elegans*, on observe plus rarement que chez ceux de *Rhabditis dolichura* un retard dans le déplacement des hétérochromosomes durant l'anaphase des divisions de maturation. D'autre part, chez les mâles de *Rhabditis elegans*, j'ai constaté la présence de spermatocytes polysomiques. Ces derniers se distinguent, au premier coup d'œil, des autres spermatocytes par la grande quantité de chromatine qu'ils con-

tiennent. Leur taille est la même que celle des spermatocytes normaux. Les figures 11, 11 *a* et 11 *b* de la planche IX en constituent un exemple typique montrant, côte à côte chez le même animal, un spermatocyte normal et un spermatocyte polysomique ; ce dernier contient huit gemini et un chromosome impair. Je n'ai pas rencontré de figures analogues chez les hermaphrodites.

b. — Animaux élevés à des températures comprises entre + 23° C. et 25° C.

L'examen de la gamétogenèse, chez les animaux soumis à une température élevée, montre que celle-ci détermine une multiplication du nombre des chromosomes. Elle aboutit ainsi à des figures polysomiques des plus irrégulières, comportant parfois la présence de plusieurs noyaux dans un même ovocyte. La plupart des gamètes ainsi traités paraissent incapables de fournir des embryons viables et sont donc condamnés à dégénérer. Cette perte contribue à la diminution considérable de fécondité que nous avons observée. Les œufs qui poursuivent leur développement peuvent donc provenir soit de gamètes possédant la garniture chromosomique habituelle, soit de gamètes modifiés qui, grâce à la production d'un nouvel équilibre, sont devenus capables de fournir un zygote viable.

L'étude des animaux qui sont issus de la génération traitée par la chaleur confirme les résultats précédents. La plupart d'entre eux possèdent en effet un nombre de chromosomes supérieur à la normale. L'irrégularité des figures que l'on y trouve rend leur interprétation difficile. De plus, le nombre relativement faible d'animaux étudiés n'a pas encore permis d'explorer tout le champ de la variation possible.

Cependant, dès à présent, certaines observations peuvent être faites. Chez les mâles, la diacinèse montre de sept à dix gemini (Pl. XII). L'incertitude principale résulte du fait qu'il est parfois difficile de distinguer si un élément chromatique est simple ou double, la conjugaison des chromosomes étant très irrégulière chez les individus polysomiques. Parmi les deux mâles hermaphrodites que j'ai obtenus, l'un a été détruit durant l'examen morphologique ; le deuxième seul a pu être soumis à une étude cytologique : la diacinèse y montre la présence de dix gemini (Pl. XII, fig. 6, 6*a*).

Parmi les hermaphrodites issus des animaux traités par la chaleur, la plupart possèdent le nombre habituel de chromosomes. J'ai pourtant trouvé deux animaux, dont la morphologie externe ne permet pas de les distinguer parmi les autres hermaphrodites et chez lesquels la diacinèse montre cependant la présence de onze ou douze gemini (Pl. XII, fig. 4). Je n'ai pu trouver de spermatozoïdes dans leurs utérus : il est donc probable que la tétraploïdie a entraîné chez ces individus la disparition de l'hermaphrodisme.

Conclusion.

L'examen de la proportion des sexes chez *Rhabditis elegans* et chez *Rhabditis dolichura* nous a conduit à supposer que les hermaphrodites sont homogamétiques. L'étude cytologique nous en apporte la preuve directe. Dans ces deux espèces, les hermaphrodites possèdent douze chromosomes, alors que les mâles n'en ont que onze. Les résultats obtenus dans les croisements s'expliquent alors facilement par la présence, chez les mâles, de spermatozoïdes à cinq et à six chromosomes ; chez les hermaphrodites, de spermatozoïdes qui possèdent tous six chromosomes.

Ainsi le mécanisme qui règle la répartition des animaux en hermaphrodites et en mâles est rigoureusement calqué sur la loi d'homo-hétérogamétie, qui explique la détermination du sexe dans les espèces gonochoriques. L'assimilation des hermaphrodites à des femelles acquiert ainsi une valeur supplémentaire, puisque, à l'analogie de forme et de structure s'ajoute désormais une détermination génétique parallèle.

Les mâles qui apparaissent dans la descendance des hermaphrodites autofécondés, lorsque ceux-ci sont élevés entre 3° C. et 21 ° C., possèdent tous onze chromosomes. Il faut donc admettre que l'un des hétérochromosomes s'est trouvé éliminé pendant la gamétogenèse. Je n'ai pu observer directement aucune élimination de ce genre. Cependant, dans une série de *Rhabditis dolichura* qui fournissait une proportion de mâles notable, j'ai observé, beaucoup plus souvent que chez les hermaphrodites normaux, les hétérochromosomes se divisant avec un certain retard au cours des divisions de maturation de la spermatogenèse. Je n'ai pu trouver chez ces animaux aucune autre différence qui permette d'expliquer l'apparition fréquente des mâles. Il semble donc qu'à la faveur de ce retard la perte ou la non-disjonction d'un hétérochromosome puisse se produire.

A ce mécanisme, qui s'inscrit dans le cadre le plus classique de la détermination du sexe, s'en ajoute un autre. Nous avons constaté que différentes irrégularités de la méiose, provoquées par la chaleur ou par la colchicine, ont permis la formation de combinaisons chromosomiques anormales. Il en est résulté l'apparition d'un nombre élevé d'animaux qui présentaient l'aspect extérieur de mâles, mais dont certains étaient hermaphrodites. J'ai observé aussi la formation de vraies femelles. L'examen cytologique montre que la garniture chromosomique de ces animaux peut présenter tous les intermédiaires entre la diploïdie normale et la tétraploïdie. Ainsi se trouve confirmée l'hypothèse que j'ai formulée plus haut sur l'existence de plusieurs types de mâles. On comprend facilement que des animaux polysomiques puissent être « inactifs », puisque la formation des gamètes y est profondément troublée par la présence d'un stock chromosomique irrégulier. Il semble donc que le défaut d'influence de ces mâles sur la proportion des sexes doive être attribué, non pas à une défaillance de l'appétition sexuelle, mais bien à l'inactivité des gamètes

auxquels ils donnent naissance. Il ne s'agit donc pas de mâles « inactifs », mais bien de mâles *stériles*.

La présence de quelques animaux stériles parmi les mâles issus de cultures effectuées entre 3° C. et 21° C. donne lieu de penser que la polysomie peut apparaître, quelles que soient les conditions de l'élevage. L'élévation de température n'interviendrait, en somme, que pour favoriser un processus qui se présente plus rarement à des températures moins élevées. J'ai constaté, en effet, la présence de spermatocytes polysomiques chez des mâles normaux. Chez les hermaphrodites, par contre, je n'ai pas observé de phénomène analogue.

Les observations que j'ai faites permettent d'apporter une explication aux résultats contradictoires de Maupas et de Honda. En effet, tous deux font mention de températures élevées auxquelles furent soumis les hermaphrodites qu'ils ont étudiés. Maupas travaillant au mois de juin, à Alger, y trouvait, dit-il, une température de 23°-24° C. Honda parle d'un temps, très court, passé par les hermaphrodites à une température plus élevée, sans donner davantage de précisions. D'autre part, les mâles hermaphrodites qu'a observés Maupas étaient certainement identiques ou très voisins de ceux que j'ai pu obtenir moi-même : leur présence prouve donc la présence d'animaux polysomiques parmi les mâles qu'il a étudiés. On peut supposer, dans ces conditions, que la plupart des mâles utilisés par ces auteurs étaient anormaux, par suite des conditions de l'élevage ; on s'expliquerait ainsi qu'ils n'aient pu obtenir que d'une manière exceptionnelle les résultats que j'ai observés régulièrement.

IV. — LE DÉTERMINISME DU SEXE CHEZ UNE ESPÈCE PSEUDOGAME : *RHABDITIS BELARI* n. nv.

1. — Historique.

La pseudogamie constitue un mode de développement de l'œuf intermédiaire entre l'amphimixie et la parthénogenèse naturelle. En effet, les œufs pseudogames doivent être activés par la pénétration d'un spermatozoïde ; celui-ci dégénère ensuite et l'œuf évolue suivant un mode gynogénétique. Dans le règne animal, la pseudogamie n'a été décrite, jusqu'à présent, que chez quelques *Rhabditis*. Il est possible qu'elle existe également chez un Poisson, *Mollienisia formosa* (Hubbs et Hubbs, 1932). Elle est connue, en outre, chez diverses plantes.

L'existence d'un développement pseudogame fut découverte par E. Kruger (1913) chez *Rhabditis aberrans*. Comme nous l'avons vu, la spermatogenèse de cette espèce hermaphrodite comporte une réduction chromatique normale et fournit des spermatozoïdes, qui contiennent, pour la plupart, la même garniture chromosomique. Durant l'ovogenèse, par contre, les chromosomes ne s'accouplent pas, et un seul globule polaire est émis, sans déterminer de réduction chromatique. Dans la plupart des œufs, E. Kruger trouve un spermatozoïde au moment de l'expulsion du globule polaire. Ce spermatozoïde dégénère ensuite, sans se transformer en pronucleus. Une seule fois, elle vit deux pronuclei apparaître et se fusionner, comme dans un œuf amphimixique. Elle observa aussi la présence d'œufs entièrement parthénogénétiques, se développant sans qu'aucun spermatozoïde n'y ait pénétré.

Un second cas est décrit par P. Hertwig (1920), qui le vit apparaître, comme une mutation, dans un élevage de *Rhabditis pellio*. Dans cette espèce, la plupart des femelles fournissent, après fécondation par un mâle, une descendance qui comprend des animaux des deux sexes. Dans un élevage, issu d'une femelle unique, P. Hertwig découvre certaines femelles qui ne produisent aucun mâle. Ces femelles restent stériles, si elles ne sont pas accouplées à un mâle qui doit être prélevé dans une lignée normale : elles ne sont donc pas hermaphrodites. Après la fécondation par un mâle, elles fournissent une descendance composée exclusivement de femelles thélygènes. L'examen cytologique montre alors que les œufs qui se développent contiennent un spermatozoïde condamné à dégénérer. Durant l'ovogenèse, les chromosomes ne se sont pas conjugués, et un seul globule polaire a été expulsé. P. Hertwig réalisa sur ces animaux une expérience particulièrement démonstrative. Elle soumet des mâles au rayonnement du radium, provoquant ainsi une dégénérescence des spermatozoïdes ; cette dégénérescence n'apparaît qu'après un temps de latence, durant lequel les spermatozoïdes restent actifs et capables de pénétrer dans les ovocytes d'une manière qui paraît normale. Ensuite, après avoir accouplé ces mâles irradiés, d'une part à des femelles de la lignée normale, d'autre part à des femelles mutantes, elle obtient les résultats suivants : dans la lignée normale, les œufs se développent jusqu'au stade morula, puis ils périssent ; dans la lignée mutante, par contre, ils fournissent des femelles normales. L'action du spermatozoïde, dans ce dernier cas, est donc brève, et sa présence n'est indispensable que pendant les premiers stades du développement. En 1922, P. Hertwig signale qu'elle a trouvé des femelles pseudogames chez *Rhabditis anomala*, espèce hermaphrodite, ainsi que chez *Rhabditis leptodera (Rhabditis maupasi)* et *Rhabditis longicauda*, chez lesquels les sexes sont séparés.

Enfin, en 1923 et 1924, Belar étudie *Rhabditis monhystera (= Rhabditis belari)*, *Rhabditis XVIII* et *Rhabditis XX*. Chez la première espèce, ses élevages lui permettent de trouver 6 p. 100 de mâles. Les femelles sont incapables de fournir une descendance sans avoir été fécondées par un mâle. L'examen cytologique a été pratiqué sur les femelles seulement ; il montre, lui aussi, la dégénérescence du spermatozoïde dans l'œuf. Pendant la maturation, on voit la conjugaison des chromosomes s'accomplir, et l'expulsion du premier globule polaire paraît, à son début, réaliser la réduction chromatique. Mais, avant qu'elle ne soit terminée, durant l'anaphase, les chromosomes se scindent et, à la télophase, le nombre diploïde se trouve rétabli. L'expulsion d'un second globule polaire ne se produit pas. Le développement est donc bien de type gynogénétique, une régulation du nombre des chromosomes se produisant après une pseudo-réduction. Belar vit parfois deux pronuclei se former et fusionner entre eux. Il pensait que l'un de ces pronuclei provenait du spermatozoïde et que les œufs ainsi fécondés devaient donner naissance à des mâles, mais n'en fournit aucune preuve.

Chez *Rhabditis XX*, espèce hermaphrodite, l'ovogenèse se déroule sans conjugaison des chromosomes, comme chez *Rhabditis aberrans*. Pendant la spermatogenèse, les chromosomes se conjuguent d'une manière irrégulière, aboutissant à une non-disjonction partielle. Les spermatozoïdes pénètrent ensuite dans les œufs et ils y dégénèrent.

L'intérêt de ces observations est considérable. La pseudogamie établit, en effet, un pont entre le développement amphimixique et la parthénogenèse. Comme l'œuf amphimixique, l'œuf pseudogame ne contient pas tous les éléments nécessaires à son développement : la stimulation par le spermatozoïde est indispensable à son activation. D'après les observations de Belar, celui-ci permettrait en outre l'établissement de la dicentrie, en fournissant à l'œuf le centrosome qui lui manque. Comme dans la parthénogenèse, par contre, les chromosomes de l'embryon proviennent tous de la mère. Des transitions existent d'ailleurs, parmi les espèces pseudogames elles-mêmes, entre les divers processus de la maturation. Ainsi, chez *Rhabditis monhystera*, la conjugaison des chromosomes se produit encore au cours de l'ovogenèse. Chez *Rhabditis aberrans*, elle a disparu dans l'ovogenèse, mais persiste dans la spermatogenèse. Chez *Rhabditis XX*, elle tend à disparaître même dans celle-ci. Cette impression de transition est encore renforcée par l'existence, chez les mêmes espèces, de cas de développement amphimixique d'une part, de parthénogenèse intégrale d'autre part. Le passage de

l'amphimixie à la pseudogamie, résultant sans doute d'une mutation, dans une lignée de *Rhabditis pellio*, s'inscrit lui aussi dans le même sens. Ainsi une série de différences graduées séparent, vraisemblablement, les ovocytes parthénogénétiques des ovocytes amphimixiques. L'étude de ces différences nous permettra peut-être d'entrevoir certaines étapes de l'évolution qui relie ces deux modes de développement de l'œuf.

Les espèces pseudogames soulèvent, en outre, la même difficulté que les espèces hermaphrodites : par quel mécanisme sont formés les mâles ? E. Kruger et Belar pensent qu'ils proviennent des rares œufs amphimixiques. P. Hertwig, par contre, en attribue l'apparition à une irrégularité de l'ovogenèse. Ce ne sont là que des hypothèses, et aucune vérification directe n'a été réalisée par ces auteurs : l'examen cytologique des mâles eux-mêmes n'a pu être effectué.

J'ai examiné une espèce pseudogame, *Rhabditis belari* n. nv., que je crois identique à *Rhabditis monhystera*, *sensu* Cobb, déjà étudié par Belar.

2. — Cytologie de la gamétogenèse (Pl. XIII et XIV).

A. — La spermatogenès.

L'étude de la spermatogenèse est rendue difficile chez *Rhabditis belari* par les dimensions réduites du mâle, dont les cellules germinales sont de très petite taille. De plus, le nombre des chromosomes y est élevé. Dans les spermatogonies, les figures de division sont rares et pratiquement indéchiffrables. Au moment de la diacinèse, on peut compter dix éléments chromosomiques, qui semblent tous être doubles. L'un de ces couples comporte un chromosome très gros, qui représente peut-être le chromosome Y (Pl. XIII, fig. 3). Durant l'anaphase de la première division de maturation, tous les chromosomes se déplacent sur un même plan. On peut voir alors que les spermatocytes de deuxième ordre contiennent tous dix chromosomes, parmi lesquels on reconnaît parfois le gros chromosome Y (Pl. XIII, fig. 7, 7*a*, 4, 4*a*, 6, 6*a*, 6*b*). Durant la deuxième division de maturation, les chromosomes s'agglomèrent rapidement, et il devient impossible de les compter. Comme dans la première division, aucun chromosome ne se déplace en avance ou en retard par rapport aux autres. Seule, la différence de taille de l'un des chromosomes nous permet donc de supposer l'existence d'une hétérogamétie mâle.

B. — L'ovogenèse.

La diacinèse montre également la présence de dix couples chromosomiques (Pl. XIV, fig. 1, 1*a*, 2, 2*a*). Après la pénétration du spermatozoïde, ceux-ci s'ordonnent en formant un cercle très régulier (Pl. XIV, fig. 3, 4, 5, 6), figure que je n'ai jamais observée chez les autres espèces étudiées. L'expulsion du globule polaire suit immédiatement : les gemini se séparent et les chromosomes se déplacent avec un ensemble parfait (Pl. XIV, fig. 12). Pendant l'anaphase, ils se scindent de nouveau, rétablissant ainsi le nombre diploïde de chromosomes. Cette division apparaît aussi bien dans

les chromosomes destinés à subsister dans l'œuf que dans ceux qui seront éliminés avec le globule polaire (Pl. XIV, fig. 4, 5, 6). Il ne se produit pas de second globule polaire, mais un pronucleus se forme immédiatement aux dépens des chromosomes maternels. Sa constitution diploïde apparaît nettement lorsque, après qu'il se soit déplacé jusqu'à occuper le centre de l'œuf, la première division de segmentation s'établit. Pendant ce temps, le spermatozoïde reste visible vers la périphérie de l'œuf, sans que son aspect se modifie.

Ce déroulement de l'ovogenèse correspond à celui que décrit Belar. Les figures de cet auteur sont identiques à celles que j'ai observées moi-même. L'examen d'un grand nombre d'animaux m'a permis, cependant, de découvrir, à côté de ce mécanisme, un *second processus* suivant lequel peut s'opérer la régulation chromatique. Dans certains œufs, j'ai constaté, en effet, la présence, dès la métaphase de l'unique division de maturation, d'une plaque équatoriale qui comprend vingt chromosomes simples : ceux-ci ne sont plus ordonnés en cercle ; ils sont au contraire serrés sans régularité, dans un même plan (Pl. XIV, fig. 7). A la fin de la métaphase, ces chromosomes se divisent équationnellement, fournissant deux plaques anaphasiques identiques (Pl. XIV, fig. 8, 9). Les animaux chez lesquels j'ai observé une telle métaphase à vingt chromosomes possèdent, dans leurs ovaires, des figures de diacinèse normales. Je n'ai observé, en aucun cas, de diacinèse sans conjugaison de chromosomes, et pourtant les figures de diacinèse sont les plus nombreuses et les plus faciles à étudier. Il faut donc admettre que dans ce dernier type, après une diacinèse comportant une conjugaison normale des bivalents, ceux-ci se sont disjoints durant la métaphase de l'unique cinèse de maturation.

Dans les deux cas, nous sommes en présence d'un développement gynogénétique : la régulation chromosomique s'effectue grâce à une division précoce des gemini, après une conjugaison apparemment normale. L'examen des œufs sur le vivant m'a permis, cependant, de vérifier la présence d'une certaine proportion d'œufs amphimixiques. Dans la plupart des œufs, on voit se former, au cours du développement, un seul pronucleus. Celui-ci apparaît au voisinage de l'équateur de l'œuf, près de sa surface, à la hauteur de l'entonnoir dans lequel s'est produit l'expulsion du globule polaire. Ce pronucleus émigre ensuite lentement vers le centre de l'œuf, et la première division de segmentation s'accomplit. Dans un petit nombre d'œufs, on découvre deux pronuclei. L'un se forme au niveau de l'équateur de l'œuf, comme dans le cas précédent. L'autre apparaît au contraire vers l'un des pôles. Les deux pronuclei sont ballottés de part et d'autre par les mouvements du cytoplasme, jusqu'au moment où ils se fusionnent, en même temps que commence la première division de segmentation. La fixation de tels œufs amphimixiques, opérée sous le microscope, au moment de la fusion des pronuclei, montre que la constitution de ces derniers est haploïde (Pl. XIV, fig. 15, 16). Accolés à ces œufs, on distingue deux corpuscules fortement colorés qui sont certainement des globules polaires. La réduction chromatique semble donc s'être produite,

comme dans une espèce amphimixique normale. Par ailleurs, le spermatozoïde n'est plus visible dans ces œufs : le fait que sa position habituelle, au voisinage d'un pôle, concorde avec le point d'apparition du second pronucleus nous permet de penser que ce dernier dérive du spermatozoïde. L'examen cytologique confirme donc qu'il s'agit là d'une amphimixie classique. La visibilité défectueuse m'a empêché de vérifier sur le vivant l'expulsion d'un second globule polaire. Cependant, parmi les œufs fixés après l'expulsion du premier globule polaire, j'ai observé quelques figures dans lesquelles les chromosomes restent groupés, formant une sorte de plaque équatoriale, sans évoluer vers la formation d'un pronucleus (Pl. XIV, fig. 13, 13*a*). De telles figures peuvent être interprétées comme le prélude de la formation d'un second globule polaire.

3. — Le déterminisme du sexe.

Nous avons vu que, d'après Belar, les ovocytes amphimixiques donneraient naissance à des mâles. En vue de vérifier cette hypothèse, j'ai examiné, en chambre humide, un grand nombre d'œufs fécondés. Sur un total de 99 ovocytes examinés, 80 ont montré la formation d'un pronucleus unique, tandis que 19 seulement comportaient deux pronuclei, un même animal pouvant fournir les deux types d'œufs. Après avoir séparé ainsi les œufs à développement gynogénétique des œufs amphimixiques, j'ai élevé les larves qui en sont issues afin d'en déterminer le sexe. Parmi les œufs à pronucleus unique, 25 ont été suivis et m'ont fourni 19 femelles et aucun mâle. Au contraire, 10 œufs amphimixiques ont donné 7 mâles et 3 femelles. Les mâles proviennent donc exclusivement de ce dernier type d'œufs, mais, contrairement à ce que pensait Belar, ceux-ci fournissent également des femelles.

Ainsi, l'examen de la gamétogenèse nous a permis de soupçonner l'existence d'une hétérogamétie mâle. L'étude du développement de l'œuf confirme cette hypothèse et prouve que, dans cette espèce comme dans les précédentes, la détermination du sexe s'opère, au moment de la fécondation, grâce à la présence de deux types de gamètes mâles. En effet, lorsque la chromatine du spermatozoïde reste inerte et dégénère, tous les œufs fournissent des animaux de même sexe. Par contre, lorsque celle-ci participe effectivement au développement de l'embryon, ce dernier peut évoluer vers un sexe ou vers l'autre.

4. — La proportion des sexes.

Belar avait obtenu, dans ses élevages, 6 p. 100 de mâles. Pour vérifier ce chiffre, j'ai pratiqué de nombreuses cultures de couples isolés. Onze séries d'élevages effectués à 15° C. m'ont fourni les résultats que j'ai portés dans le tableau XIII. Chaque ligne horizontale de ce tableau représente le nombre total de descendants, mâles et femelles, fournis par un nombre variable de couples issus des mêmes parents. Nous

voyons que les indices andriques sont tous inférieurs à 17,4. Au total, ces onze séries représentent 631 mâles et 5 559 femelles, soit un indice andrique de 10,19.

Un examen plus attentif m'a permis de constater que les chiffres globaux ainsi obtenus n'ont qu'une valeur très relative. Grâce à la pratique des repiquages réguliers, qui permet de séparer la descendance fournie par un couple durant des périodes successives de quarante-huit heures, j'ai pu constater une évolution de la proportion des sexes avec l'âge de la femelle. Alors que les couples donnent, durant leurs premiers jours de ponte, des descendances qui comprennent une proportion appréciable de mâles, ceux-ci vont en se raréfiant dans les pontes des jours suivants.

TABLEAU XIII

Rhabditis belari.

PROPORTIONS DES SEXES DANS PLUSIEURS SÉRIES D'ÉLEVAGES PRATIQUÉS A 15° C.

	NOMBRES DE MALES	NOMBRES DE FEMELLES	INDICES ANDRIQUES
	37	176	17,4
	51	376	11,9
	106	678	13,5
	152	1 056	12,6
	12	111	9,8
	29	177	14,1
	48	228	17,4
	36	194	15,7
	10	337	2,9
	77	1 465	5,0
	73	761	9,9
Total	631	5 559	10,19

Afin d'analyser cette variation, j'ai élevé, dans des conditions identiques, un grand nombre de couples isolés. Ces élevages ont été pratiqués en séries parallèles, repiquées en même temps. J'ai additionné ensuite les descendances fournies par les divers couples au même âge. Le tableau XIV contient les chiffres obtenus dans quatre séries d'élevages, effectués à des températures comprises entre 13° C. et 25° C. Dans chacune de ces séries nous pouvons observer la diminution régulière de la proportion des mâles à mesure que les couples vieillissent. La comparaison des chiffres obtenus à différentes températures montre que les mâles disparaissent plus rapi-

TABLEAU XIV

Rhabditis belari.

ÉVOLUTION DE LA PROPORTION DES SEXES SUIVANT L'AGE DES FEMELLES.

	NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES de femelles obtenues.	INDICES andriques.
Température 13° C.			
1er et 2e jours de ponte.....	88	401	18,0
3e et 4e jours	249	1 055	19,1
8e et 6e jours	97	897	9,9
7e et 8e jours	37	547	6,3
9e et 10e jours	32	490	6,1
Température 17° C.			
1er et 2e jours	55	360	13,3
3e et 4e jours	34	228	13,0
5e et 6e jours	31	239	11,5
7e et 8e jours	11	227	4,6
9e et 10e jours	4	73	5,2
11e au 20e jours.....	12	324	3,6
Température 22° C.			
1er et 2e jours	175	1 229	12,5
3e et 4e jours	37	540	6,4
5e et 6e jours	8	165	4,6
7e au 12e jours.....	6	203	2,9
Température 25° C.			
1er et 2e jours	232	1 548	13,0
3e et 4e jours	14	367	3,7
5e et 6e jours	8	132	5,7
7e et 8e jours	1	37	3

dement lorsque la température s'élève. Les figures 7 et 8 expriment graphiquement cette évolution. Dans la figure 7, chaque courbe représente les variations de l'indice andrique suivant l'âge des géniteurs, ces derniers étant élevés à une même température. Dans la figure 8, les courbes représentent, au contraire, la proportion des sexes dans la descendance de géniteurs du même âge, mais élevés à des températures différentes. Cette dernière figure montre que, pendant les deux premiers jours, la diminution de l'indice andrique, due à l'élévation de température, est limitée et atteint rapidement son maximum. C'est durant les troisième et quatrième jours de la ponte que l'influence de la température se manifeste avec la plus grande intensité.

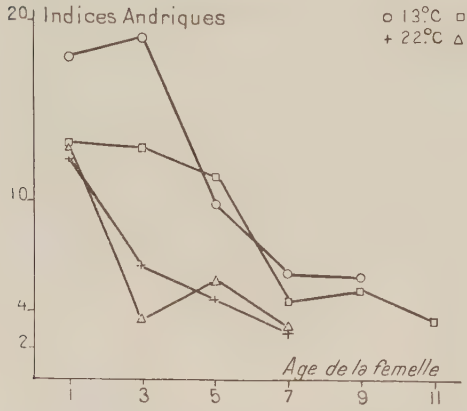


Fig. 7. — *Rhabditis belari*. Variations de l'indice andrique avec l'âge de la femelle, l'élevage étant pratiqué à diverses températures. (L'âge des femelles est compté en jours à partir du début de la période de reproduction.)

Au cours de plusieurs séries d'expériences, j'ai soumis les animaux, successivement, à deux températures différentes. J'ai reporté dans le tableau XV les chiffres fournis par des animaux qui avaient été élevés à 22° C. jusqu'à leur maturité sexuelle. Ils ont été ensuite isolés et se sont reproduits à 14° C. Si nous comparons ces chiffres à ceux du tableau XIV, établis à 13° C., nous constatons que, mis à part le chiffre des septième et huitième jours de la ponte, la proportion des mâles obtenus dans la deuxième expérience est toujours inférieure à celle que donnait l'expérience précédente. Cette différence est encore plus marquée, au moins pour la ponte des premiers jours, lorsque les géniteurs ont été d'abord élevés à 25° C. Le tableau XVI contient les chiffres fournis par une expérience de ce type. Dans une troisième expérience, j'ai élevé

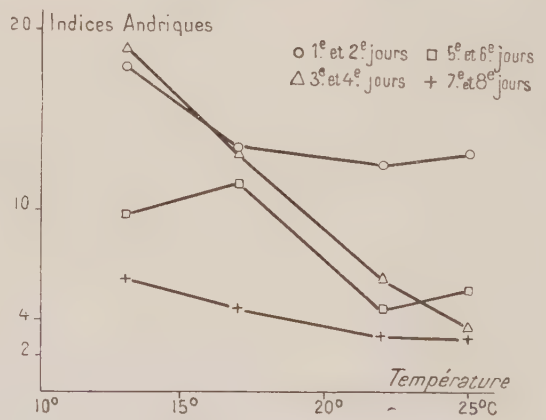


Fig. 8. — *Rhabditis belari*. Variation de l'indice andrique dans les descendances fournies par des femelles de même âge, à différentes températures.

TABLEAU XV

Rhabditis belari.

PROPORTIONS DES SEXES DANS DES ÉLEVAGES D'ANIMAUX SOUMIS A LA TEMPÉRATURE DE 22° C. JUSQU'A LEUR MATURITÉ SEXUELLE ET SE REPRODUISANT ENSUITE A 14° C.

	NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES de femelles obtenues.	INDICES andriques.
1er et 2e jours de ponte.....	408	1 871	17,9
3e et 4e — —	303	1 522	16,6
5e et 6e — —	149	1 559	8,7
7e et 8e — —	112	1 056	9,6
9e et 10e — —	36	739	4,6
11e et 12e — —	23	410	5,2
13e et 14e — —	11	340	3,1
15e et 16e — —	11	194	5,4
17e et 18e — —	2	200	1

TABLEAU XVI

Rhabditis belari.

PROPORTIONS DES SEXES DANS DES ÉLEVAGES D'ANIMAUX SOUMIS A LA TEMPÉRATURE DE 25° C. JUSQU'A LEUR MATURITÉ SEXUELLE ET SE REPRODUISANT ENSUITE A 14° C.

	NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES de femelles obtenues.	INDICES andriques.
1er et 2e jours de ponte.....	82	547	14,8
3e et 4e — —	59	394	13,0
5e et 6e — —	48	380	11,2
7e et 8e — —	36	473	7,1
9e et 10e — —	18	296	5,7

une série d'animaux à 22° C. en les y maintenant jusqu'au deuxième jour de ponte inclus. Transportés ensuite à 13° C., la proportion des mâles dans la descendance poursuit son évolution comme s'ils avaient été maintenus à température élevée. Les résultats de cette expérience sont portés dans le tableau XVII.

TABLEAU XVII

Rhabditis belari.

PROPORTIONS DES SEXES FOURNIES PAR DES ANIMAUX ÉLEVÉS A 22° C., MAINTENUS A CETTE TEMPÉRATURE DURANT LES DEUX PREMIERS JOURS DE LA PONTE, PUIS TRANSPORTÉS A 13° C.

	NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES de femelles obtenues.	INDICES andriques.
1er et 2e jours de ponte (22° C.).	243	1 621	13,0
3e et 4e — — (13° C.).	40	509	7,3
5e et 6e — — —	49	875	5,3
7e et 8e — — —	5	388	1,3
9e et 10e — — —	2	143	1,4

Ainsi l'influence de la température sur la proportion des sexes s'exerce principalement au début de la période de reproduction : son commencement se situe avant le départ de la ponte elle-même. De plus, cette action de la température est irréversible.

Nous avons vu que les mâles de *Rhabditis belari* proviennent du développement d'œufs amphimixiques. Le nombre des mâles dans la descendance d'une femelle dépend donc de la proportion des œufs amphimixiques par rapport au nombre d'œufs pseudogames qu'elle produit. Nous pouvons admettre alors que les variations de l'indice andrique traduisent des changements dans les proportions respectives de ces deux catégories d'œufs : les œufs amphimixiques seraient beaucoup plus nombreux chez les jeunes femelles que chez les femelles plus âgées. Cette hypothèse est confirmée par l'observation suivante. Nous avons vu que l'expulsion du globule polaire unique peut se faire suivant deux mécanismes légèrement différents, la métaphase présentant, suivant les cas, 10 gemini ou 20 chromosomes simples. J'ai cherché à déterminer la fréquence de chacun de ces types chez des femelles d'âges différents. En examinant des jeunes femelles qui commencent leur ponte, j'ai trouvé les chiffres suivants : sur 35 métaphases observées, 29 montraient 10 gemini et 6 comprenaient

20 chromosomes. Le second type représente donc 17 p. 100 du total. Par contre, en étudiant des femelles dont la ponte durait depuis huit jours, à 13° C., j'ai trouvé, sur 43 métaphases observées, 28 figures à 10 gemini et 15 qui montraient 20 chromosomes, soit 35 p. 100 du total pour le second type. Chez les femelles âgées, les disjonctions précoces des gemini sont donc deux fois plus fréquentes que chez les femelles jeunes.

Ainsi la réalisation plus ou moins hâtive des deux divisions successives que subissent les gemini apparaît comme un élément de transition graduée entre l'amphimixie et la parthénogenèse. En effet, dans les œufs amphimixiques, la seconde division des bivalents s'opère durant la métaphase de la seconde division de maturation. Dans les œufs pseudogames, elle se produit plus tôt, généralement au cours de l'anaphase de la première division. Dans certains cas, plus fréquents chez les femelles âgées que chez les femelles jeunes, elle apparaît même au début de la métaphase.

Chacun de ces trois processus peut se réaliser chez une même femelle, dont l'état physiologique règle leurs fréquences respectives. Les observations que j'ai pu faire montrent que ces fréquences ne sont pas indépendantes entre elles : à mesure que les œufs amphimixiques se raréfient, les disjonctions précoces se font plus nombreuses. Nous pouvons donc parler d'une *tendance* des gemini à se dissocier d'une manière plus ou moins précoce. Et cette interprétation nous conduit à penser que le moment de la méiose auquel s'effectue la disjonction des gemini constitue un facteur déterminant pour l'évolution ultérieure de l'œuf chez *Rhabditis belari* : si les gemini se séparent avant la télophase de la première division de maturation, le développement se fait suivant un mode gynogénétique ; si, au contraire, la disjonction s'opère après la télophase, l'œuf sera amphimixique.

5. — Influence de facteurs chimiques sur la proportion des sexes.

L'irréversibilité de l'action qu'exerce la température sur la proportion des sexes m'a amené à supposer qu'elle se produit par l'intermédiaire d'un facteur chimique stable. En effet, la présence de certaines substances dans le cytoplasme de l'œuf peut être de nature à modifier son fonctionnement. De telles substances, s'accumulant au cours de la vie de l'animal, seront d'autant plus abondantes qu'il sera plus âgé ou que leur synthèse aura été plus rapide. Cette synthèse pourrait être accélérée par l'élévation de la température. On comprendrait alors que l'action des températures élevées ne puisse comporter de retour.

En vue de vérifier cette hypothèse, j'ai entrepris l'expérience suivante. Des élevages de *Rhabditis belari* en grande quantité ont d'abord été effectués dans des boîtes de Petri. Après un mois d'élevage de cette sorte, le milieu de culture est devenu liquide. Les impuretés et les animaux qu'il contient en sont alors éliminés par centrifugation, et 10 centimètres cubes du liquide surnageant sont additionnés à une quantité égale du milieu habituel. Le mélange est ensuite coulé en gouttes d'élevages dont la prise

s'effectue normalement. A aucun moment, ce mélange n'a été porté à une température supérieure à 45° C. Sur les gouttes ainsi préparées, j'ai élevé des couples isolés, suivant le procédé habituel, et j'en ai dénombré la descendance.

Le tableau XVIII contient les résultats d'une expérience de ce genre pratiquée sur des animaux élevés d'abord à 22° C., transportés ensuite, au moment de la maturité sexuelle, à 13° C. L'expérience porte sur trente-sept couples isolés. J'ai élevé en même temps, sur le milieu habituel, une série de couples qui m'a fourni les chiffres témoins. On constate que les élevages sur milieu « usé » ont donné une proportion de mâles constamment inférieure à celle que nous donne la série témoin : la différence entre les indices andriques se maintient au voisinage de 8. Les chiffres obtenus journellement sont de l'ordre de ceux que donnent les élevages aux températures élevées.

TABLEAU XVIII

Rhabditis belari.

Proportions des sexes dans des cultures sur milieux usé. Animaux éllevés a 22° C., se reproduisant a 13° C.

	Témoins			Milieux usés			Différences des indices andriques.
	Nombres de mâles obtenus.	Nombres de femelles obtenues.	Indices andriques.	Nombres de mâles obtenus.	Nombres de femelles obtenues.	Indices andriques.	
1er et 2e jours de ponte...	26	110	19,1	37	283	11,6	7,5
2e et 4e jours.	39	156	20	36	291	11,0	9,0
5e et 6e jours	25	166	13,1	14	291	4,6	8,5
7e et 8e jours.	12	151	7,4	4	198	2,0	5,4

Cette action exercée par les milieux usés sur la proportion des mâles peut être due à la présence de substances de déchets non spécifiques. Aussi ai-je répété cette expérience en incorporant au milieu d'élevage des milieux usés provenant d'une autre espèce. J'ai utilisé des milieux qui avaient servi à l'élevage de *Rhabditis elegans*. J'ai élevé sur un tel milieu 62 couples isolés de *Rhabditis belari* et j'ai dénombré la descendance qu'ils ont fournie durant les deux premiers jours de leur période de reproduction. J'ai obtenu au total 168 mâles et 848 femelles, soit 16,5 p. 100 de mâles. La différence avec les témoins est trop faible pour que, compte tenu de la variabilité habituelle, on puisse la considérer comme significative.

J'ai effectué également des élevages de *Rhabditis belari* en modifiant la teneur du milieu en chlorure de sodium. Je craignais, en effet, que

l'évaporation, qui se produit toujours dans les milieux usés, n'ait déterminé un relèvement de la concentration des sels minéraux, à laquelle pourraient être attribuées les modifications observées. Au cours des deux premiers jours de ponte, j'ai obtenu les descendances portées dans le tableau XIX. Les trois expériences (témoin, sans ClNa, avec excès de ClNa) fournissent des chiffres qui se situent à l'intérieur de la marge de variabilité habituelle.

Il semble donc que l'influence exercée par les milieux usés sur la répartition des sexes doive être attribuée à la présence d'une substance spécifique douée d'une action sur le déroulement des divisions de maturation.

J'ai essayé d'isoler une telle substance à partir des milieux usés. Dans une première expérience, j'ai évaporé à sec, sous pression réduite, à une température de 35° C., 20 centimètres cubes de milieu usé. J'ai épuisé la poudre obtenue en utilisant successivement les solvants suivants (l'opération étant faite à froid) : éther de pétrole, éther sulfurique, alcool éthylique absolu, alcool éthylique à 70°, eau.

TABLEAU XIX

Rhabditis belari.

INFLUENCE DE LA TENEUR DU MILIEU EN ClNa SUR LA PROPORTION DES SEXES. ANIMAUX ÉLEVÉS A 22° C., SE REPRODUISANT A 13° C. DESCENDANCES DES DEUX PREMIERS JOURS DE PONTE.

	NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES de femelles obtenues.	INDICES andriques.
Témoins (27 milligrammes de ClNa pour 10 centimètres cubes de milieu)	57	226	20,1
Milieu dépourvu de ClNa.....	73	347	17,4
Milieu plus riche en ClNa (40 milligrammes pour 10 centimètres cubes)	33	119	21,7

Les extraits obtenus ont été évaporés sous pression réduite et repris séparément par 2 centimètres cubes d'eau. Chacune des solutions a été incorporée ensuite à 18 centimètres cubes de milieu standard, afin de retrouver le volume initial de 20 centimètres cubes. Ces milieux ont été alors répartis en gouttes d'élevages sur lesquelles j'ai isolé des couples. J'ai enfin examiné la descendance fournie par ces couples durant les deux premiers jours de leur période de reproduction. Les résultats de

cette expérience sont portés dans le tableau XX. Parmi les cinq solvants employés, seul l'alcool à 70° a permis d'obtenir un extrait qui a déterminé une chute dans la proportion des sexes. Les quatre autres solvants donnent des chiffres qui s'écartent peu de la moyenne : au total, ils ont fourni 530 mâles et 2 338 femelles, soit 18,5 p. 100 de mâles, alors que, dans les mêmes conditions, les témoins fournissent 18 p. 100 de mâles. La substance active a donc été entièrement entraînée par l'alcool à 70°. J'ai tenté alors de poursuivre sa purification par différentes méthodes.

TABLEAU XX

Rhabditis belari.

Fractionnement des milieux usés. Descendances fournies pendant les deux premiers jours de ponte par des animaux élevés a 22° C., se reproduisant a 13° C.

NATURE DES SOLVANTS	NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES de femelles obtenues.	INDICES andriques.
Éther de pétrole	138	611	18,4
Éther sulfurique	170	681	20,0
Alcool absolu	86	392	18,0
Alcool 70°.....	33	245	11,9
Eau	136	654	17,2

a. — Cristallisations fractionnées.

Cinquante centimètres cubes d'extrait dans l'alcool à 70° (représentant 20 centimètres cubes de milieu initial) sont évaporés sous vide. Le résidu est repris, en plusieurs fois, par 3 centimètres cubes d'alcool à 70° et laisse un reliquat que l'on dissout dans 1 centimètre cube d'eau : la solution aqueuse obtenue est incorporée à 9 centimètres cubes de milieu standard et constitue la première fraction. La solution dans l'alcool à 70° est ensuite soumise à une température de — 25° C., qui détermine le dépôt de cristaux : ceux-ci, mis en solution dans l'eau, fournissent la seconde fraction. Le liquide surnageant, ramené à la température ordinaire, est additionné de trois volumes d'alcool absolu. La concentration alcoolique du solvant remonte

ainsi à 90 p. 100, et il en résulte une précipitation qui fournit la fraction 3. Le liquide surnageant est soumis une seconde fois à une température de — 25° C. à laquelle se produit une nouvelle cristallisation qui donne la fraction 4. Le liquide restant est évaporé à sec et le résidu donne la cinquième fraction. Chacune de ces fractions incorporées, comme la première, à 20 centimètres cubes de milieu standard sert ensuite à l'élevage des animaux, qui fournissent pendant leurs deux premiers jours de ponte les résultats portés dans le tableau XXI.

TABLEAU XXI

Rhabditis belari.

FRACTIONNEMENT DES MILIEUX USÉS PAR CRISTALLISATIONS SUCCESSIVES. DESCENDANCE DES DEUX PREMIERS JOURS DE PONTE. ANIMAUX ÉLEVÉS A 22° C., SE REPRODUISANT A 13° C.

	NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES de femelles obtenues.	INDICES andriques.
1re fraction (1)	140	722	16,2
2e fraction (2)	122	668	15,4
3e fraction (3)	120	581	17,1
4e fraction (4)	77	509	13,1
5e fraction (5)	107	490	17,9

(1) Résidu subsistant après extraction avec une quantité limitée d'alcool à 70°.
(2) Produit de cristallisation obtenu en soumettant à une température de — 25° C. l'extrait dans l'alcool à 70°.
(3) Précipitation obtenue par addition, au liquide surnageant la deuxième fraction, de trois volumes d'alcool absolu (température : 15° C.).
(4) Produit de cristallisation fourni à — 25° C. par le liquide surnageant la troisième fraction.
(5) Extrait sec obtenu par évaporation du liquide surnageant la quatrième fraction.

Nous voyons que les troisième et cinquième fractions n'ont introduit aucune modification dans la proportion des sexes. La première et la deuxième fraction n'ont donné qu'une altération de l'indice andrique très faible et dont la signification est douteuse. Seule la quatrième fraction, obtenue en traitant la solution dans l'alcool à 90° par une température de — 25° C., a exercé une influence très nette.

b. — Dissolution fractionnée.

J'ai poursuivi l'extraction de la substance active par une méthode de dissolution fractionnée (Vacher, 1949). Cette méthode utilise, pour analyser un mélange, les solubilités différentes des constituants de ce dernier dans des solvants binaires, dont les concentrations sont progressivement variées. J'ai utilisé, dans le cas présent, les mélanges alcool éthylique-eau.

La substance à analyser est d'abord étalée en un film très mince sur une matière inerte (sable de Fontainebleau lavé et tamisé, en grains d'environ $0^{mm},35$). Pour cela, le sable est humecté à l'aide d'une solution peu concentrée du mélange, dissous dans l'alcool à 70°. Le solvant est ensuite évaporé, sous une faible pression d'azote pur, à la température de 35° C. : il laisse alors à la surface des grains de sable un dépôt extrêmement mince de la substance à étudier. La dissolution fractionnée, proprement dite, est effectuée en épuisant la colonne ainsi constituée, d'abord par l'alcool à 95°, puis par l'alcool à 90° et enfin par l'alcool à 70°. L'opération est effectuée dans une colonne de verre maintenue dans un thermostat, à la température de la glace fondante. Après la dissolution fractionnée, j'ai opéré une séparation supplémentaire dans la fraction d'alcool à 95°, en l'additionnant de quatre volumes d'éther sulfurique, ce qui détermine l'apparition d'un précipité. Comme dans les expériences précédentes, les extraits sont évaporés sous vide, repris par l'eau, puis incorporés au milieu d'élevage.

Les animaux élevés sur les milieux ainsi préparés ont fourni les résultats portés dans le tableau XXII. Seule, la fraction soluble dans l'alcool à 95° et précipitée par l'éther sulfurique fournit des chiffres qui s'écartent nettement de la marge de variabilité habituelle.

Nous pouvons tirer de ces expériences une première conclusion. Les nombreux résultats que j'ai obtenus concordent suffisamment entre eux pour me permettre d'affirmer que certaines substances, ajoutées au milieu d'élevage, déterminent, chez *Rhabditis belari*, une diminution de la proportion des mâles analogue à celle qui est causée chez cet animal par le vieillissement ou par l'élévation de température. Nous connaissons, dès maintenant, certaines propriétés physiques de ces substances. Elles sont solubles dans l'eau et dans les mélanges hydroalcooliques contenant jusqu'à 95 p. 100 d'alcool, à la température de 0° C. Insolubles à 15° C. dans l'alcool absolu, dans l'éther sulfurique, ainsi que dans les mélanges éther-alcool à 95°, comportant 4/5 d'éther. Insolubles à — 25° C. dans l'alcool à 90°. Le produit obtenu se présente sous la forme d'une poudre de couleur blanc jaunâtre. Il contient encore de très nombreuses impuretés, comme l'ont montré plusieurs examens spectographiques de son absorption dans l'ultra-violet. Il est impossible, dans ces conditions, de faire une hypothèse quelconque sur sa nature chimique. Les substances ainsi définies sont contenues dans les milieux sur lesquels *Rhabditis belari* a été précédem-

TABLEAU XXII

Rhabditis belari.

FRACTIONNEMENT DES MILIEUX USÉS PAR DISSOLUTION FRACTIONNÉE. DESCENDANCES DES DEUX PREMIERS JOURS DE PONTE. ANIMAUX ÉLEVÉS A 22° C., SE REPRODUISANT A 13° C.

FRACTIONS UTILISÉES	NOMBRES de mâles obtenus.	NOMBRES de femelles obtenues.	INDICES andriques.
Alcool 95° — Soluble dans l'éther sulfurique.....	105	566	15,7
Alcool 95° — Insoluble dans l'éther sulfurique..	134	853	13,6
Alcool 90°.....	33	165	16,7
Alcool 70°.....	91	382	19,2

ment élevé. Il a été impossible d'obtenir une action analogue à partir des milieux qui ont servi à l'élevage de *Rhabditis elegans* ou dans lesquels la proportion de ClNa a été modifiée par rapport à la teneur habituelle. Nous sommes ainsi conduits à penser que de telles substances dérivent de l'activité de *Rhabditis belari* lui-même : peut-être est-ce grâce à leur accumulation progressive dans les ovocytes que s'opèrent, dans le fonctionnement de ces derniers, les changements qui accompagnent le vieillissement ou qui sont entraînés par l'élévation de la température. Les expériences que j'ai exposées sont encore insuffisantes pour que l'on puisse porter un jugement sur cette hypothèse. Les résultats de recherches ultérieures permettront seuls d'en apprécier le bien-fondé.

V. — CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE

L'étude simultanée de la distribution des chromosomes entre les gamètes et de la proportion des sexes, chez cinq espèces de Nématodes libres, prouve, une fois de plus, l'existence d'un lien étroit entre ces deux aspects du phénomène sexuel. Les différences entre les modes de reproduction de ces animaux entraînent, en effet, dans la répartition des sexes, des divergences qui concordent avec celles que l'on pouvait prévoir dans l'hypothèse d'un déterminisme chromosomique. Les observations effectuées permettent, en outre, de préciser le rôle de certains chromosomes dans la

détermination du sexe ; elles éclairent également différents processus suivant lesquels s'effectue la distribution des chromosomes entre les gamètes. En comparant les principaux résultats apportés par l'étude des diverses espèces, nous allons tenter de dégager certaines hypothèses qui permettront d'orienter les recherches ultérieures.

1. — Les facteurs génétiques de la différenciation du sexe.

A. — Les hétérochromosomes.

Les données apportées par l'étude de la proportion des sexes dans les espèces hermaphrodites et pseudogames confirment l'existence, chez les *Rhabditis*, d'un mécanisme chromosomique classique, régissant la détermination du sexe. Les résultats des expériences qui ont été effectuées chez *Rhabditis elegans* et *Rhabditis dolichura*, suivant un modèle maintes fois mis en œuvre (Correns, 1907 ; Witschi, 1923 ; Petrov et Tukan, 1937 ; Murray, 1940 ; Humphrey, 1945) montrent que les gamètes, spermatozoïdes ou ovocytes, lorsqu'ils sont produits par les hermaphrodites, recèlent tous un pouvoir identique de morphogenèse sexuelle : l'autofécondation conduit, de ce fait, à la monogénie ; par contre, les spermatozoïdes qui sont formés par les mâles sont de deux sortes et peuvent orienter la différenciation sexuelle des descendants dans deux sens différents : ainsi l'hétérofécondation d'un hermaphrodite par un mâle aboutit à l'apparition d'animaux mâles ou hermaphrodites. De même, chez *Rhabditis belari*, espèce partiellement pseudogame, les œufs où la chromatine d'origine femelle est seule active fournissent tous des femelles ; au contraire, ceux dans lesquels les chromatines du spermatozoïde et de l'ovocyte se sont fusionnées peuvent donner naissance à des mâles ou à des femelles.

L'étude cytologique a permis de démontrer la présence de chromosomes sexuels hétéromorphiques chez trois espèces : l'une d'entre elles (*Rhabditis strongyloides*) est une espèce gonochorique : les deux autres (*Rhabditis dolichura* et *Rhabditis elegans*) sont hermaphrodites. Les résultats de l'examen cytologique confirment ainsi les conclusions de l'étude expérimentale ; en effet, les femelles et les hermaphrodites sont homogamétiques, tandis que les mâles ne possèdent qu'un chromosome sexuel impair. Le déterminisme du sexe est ici du type XO-XX, comme chez la plupart des Nématodes dont la gamétogenèse a été étudiée jusqu'à présent. Chez *Rhabditis belari* et *Panagrolaimus rigidus*, par contre, l'existence d'une hétérogamétie mâle n'a pas été vérifiée directement d'une manière absolument certaine. Dans la première espèce, il semble, cependant, que les preuves apportées par l'étude expérimentale soient suffisantes pour permettre d'affirmer que le sexe mâle est hétérogamétique. Chez *Panagrolaimus rigidus*, les conditions de la reproduction n'ont pas permis d'effectuer une expérience décisive : la fixité de la proportion des sexes, voisine de 50 p. 100, constitue pourtant un argument de poids pour nous faire admettre l'existence d'un déterminisme chromosomique ; mais aucune

observation ne permet de reconnaître le sexe hétérogamétique. Chez *Rhabditis belari* et *Panagrolaimus rigidus*, nous sommes ainsi conduits à supposer l'existence d'un déterminisme chromosomique du type XY-XX, sans que les chromosomes X et Y puissent se distinguer par des différences morphologiques. Ce mode de détermination du sexe est rare chez les Nématodes. Il n'a été observé avec certitude que chez deux espèces où il constitue d'ailleurs, comme nous l'avons vu, le terme d'une évolution. Chez les Nématodes libres que j'ai étudiés, rien ne permet de savoir si nous sommes en présence d'une condition très primitive, dans laquelle les chromosomes X et Y sont encore très peu différenciés entre eux, ou, au contraire, d'une forme évoluée, dont les chromosomes sexuels se seraient fusionnés avec les autosomes. L'observation, chez *Panagrolaimus rigidus*, de quelques figures qui semblent dues à une fragmentation des chromosomes, permet de supposer que, dans cette espèce, les chromosomes résultent d'une condensation entre plusieurs éléments, ce qui conduirait à préférer la seconde hypothèse.

B. — Le rôle des autosomes.

Du fait que, pour les animaux qui possèdent la même garniture d'autosomes, la détermination du sexe dépende avant tout de la présence d'un ou de deux hétérochromosomes, il ne résulte pas que les autosomes ne jouent aucun rôle dans la différenciation des caractères sexuels. Au contraire, l'étude des espèces hermaphrodites, en particulier celle des individus polysomiques, montre que, comme chez *Drosophila melanogaster*, la détermination du sexe dépend en réalité d'un équilibre entre les activités de certains gènes portés par les hétérochromosomes et celles d'autres facteurs qui sont contenus dans les autosomes. J'ai constaté, en effet, que le déséquilibre chromosomique qui résulte de la polysomie peut conduire chez *Rhabditis elegans* à la formation de mâles dont certains sont stériles et d'autres nettement intersexués. Il semble que l'on puisse admettre la présence, dans l'hétérochromosome X, d'un ou de plusieurs gènes féminisants, tandis que les autosomes seraient porteurs de facteurs masculinisants : la distribution des réalisateurs sexuels serait ainsi, chez *Rhabditis elegans*, analogue à celle qui a été trouvée chez *Drosophila melanogaster* (Bridges, 1925 ; Dobzhansky et Schultz, 1934).

La comparaison des mâles à gonade hermaphrodite, trouvés chez *Rhabditis elegans*, avec les hermaphrodites fonctionnels de la même espèce, permet également quelques considérations intéressantes. On ne peut mettre en doute que l'apparition de ces mâles hermaphrodites doive être attribuée à un mécanisme voisin de celui qui conduit aux manifestations d'intersexualité triploïde chez la Drosophile : l'hermaphrodisme de la gonade doit donc être considéré, chez ces animaux, comme un signe d'intersexualité. Or cette gonade présente une identité remarquable, dans sa structure et son évolution, avec celles des hermaphrodites fonc-

tionnels : aussi pouvons-nous supposer que les processus qui conduisent à la différenciation d'une gonade hermaphrodite sont très voisins dans les deux cas. Cette hypothèse se trouve confirmée par une observation de Gouilliart (1932) qui décrit chez un *Parascaris equorum* morphologiquement femelle, dont les cellules germinales contiennent un chromosome surnuméraire, l'existence, dans l'ovaire, de zones alternantes de spermatogenèse et d'ovogenèse. Nous sommes donc amenés à considérer les hermaphrodites fonctionnels des *Rhabditis* comme des femelles intersexuées, l'intersexualité étant due, ici, non pas à un déséquilibre chromosomique, mais à un déséquilibre génétique, analogue à celui qui donne naissance aux intersexués dans les hybrides interraciaux de *Lymantria dispar*. Il faudrait admettre, pour cela, soit l'existence d'une dysharmonie entre les « forces » respectives des facteurs féminisants et masculinisants portés par les chromosomes, soit la présence d'un facteur masculinisant supplémentaire dans le cytoplasme.

Deux objections peuvent être opposées à cette hypothèse : d'une part, les hermaphrodites fonctionnels ne comportent aucune altération des caractères sexuels, autre que celles que manifeste leur gamétogenèse, alors que, en règle générale, les caractères sexuels secondaires sont les premiers à être modifiés chez les individus intersexués; d'autre part, les hermaphrodites fonctionnels sont fertiles, tandis que la stérilité est habituelle chez les animaux intersexués.

La première objection ne saurait être considérée comme valable. En effet, nous avons constaté que, chez l'un des mâles hermaphrodites, dont le caractère intersexué ne saurait pourtant faire de doute, l'appareil génital présente la structure mâle normale. Il en va de même chez les mâles hermaphrodites décrits par Maupas. Il suffirait d'admettre, pour expliquer cette absence d'anomalies, que les seuils dont dépend la formation d'un appareil génital intersexué ne sont pas les mêmes, chez *Rhabditis elegans*, que ceux qui permettent l'apparition d'une gonade hermaphrodite.

Quant à la stérilité des intersexués, si elle se vérifie, presque toujours, chez les animaux, il n'en va pas de même chez les plantes. Chez *Melandrium album*, en particulier, Westergaard (1946) a obtenu des individus tétraploïdes chez lesquels une déficience du chromosome Y a entraîné l'apparition de l'hermaphrodisme : la garniture chromosomique de ces hermaphrodites étant équilibrée, ils sont fertiles et fournissent, par autofécondation, une descendance qui comprend principalement des hermaphrodites. De même Winge (1931) a obtenu, par le croisement de *Melandrium album* × *Melandrium rubrum*, des hermaphrodites se perpétuant par autofécondation. Il paraît donc logique d'admettre que les hermaphrodites fonctionnels de *Rhabditis elegans* sont dérivés d'animaux initialement gonochoriques, soit à la suite d'une mutation dans l'un ou l'autre des facteurs génétiques doués d'une influence sur les caractères sexuels, soit après une hybridation.

La présence de véritables femelles parmi les animaux dont la garniture

chromosomique est tétraploïde constitue une observation intéressante dont l'analyse permettra sans doute de préciser la nature des facteurs qui déterminent la formation d'une gonade hermaphrodite. Les observations de Westergaard (1940) sur *Melandrium album* ont montré que les formes euploïdes, lorsqu'elles n'entraînent aucune altération de la balance chromosomique, présentent un type sexuel identique à celui des formes diploïdes correspondantes. Il faudrait donc admettre que, chez *Rhabditis elegans*, un élément supplémentaire s'ajoute à la polyploïdie. Peut-être s'est-il produit une mutation ou une déficience dans l'un des gènes sexuels ? Il est possible également d'expliquer la présence d'une forme tétraploïde purement femelle si l'on admet l'existence, dans le cytoplasme, d'un facteur masculinisant, indépendant de la garniture chromosomique, et dont l'influence ne pourrait se faire jour devant le doublement du nombre des chromosomes.

En résumé, les observations effectuées prouvent qu'il existe, dans les autosomes ou dans le cytoplasme, certains réalisateurs sexuels dont l'action s'oppose à celle des gènes portés par les hétérochromosomes. On peut concevoir la distribution de ces facteurs et leur action de diverses manières. Seules de nouvelles recherches permettront de trancher entre les différentes hypothèses possibles.

2. — La distribution des chromosomes dans les gamètes.

La formation de la garniture chromosomique d'un œuf se poursuit tout au long des divisions que subissent les cellules de la lignée germinale ; elle se termine, chez les espèces amphimixiques, par la fusion des chromatines mâle et femelle dans l'œuf. Le déroulement classique de la gamétogenèse et de la fécondation fournit ainsi, chez les espèces qui sont, à la fois, gonochoriques et amphimixiques, des œufs dont la garniture d'autosomes est identique à celle des animaux qui leur ont donné naissance. La distribution régulière des hétérochromosomes, au moment de la réduction chromatique, assure alors la détermination du sexe suivant la loi classique d'homohétérogamétie.

La répartition des chromosomes ne s'effectue pas toujours chez les *Rhabditis* suivant ce processus bien connu. L'existence de certaines distributions inégales, la présence d'œufs à développement gynogénétique, expliquent les écarts que présente parfois la proportion des sexes par rapport aux chiffres théoriques. Nous examinerons d'abord les irrégularités qui peuvent se produire dans la répartition des autosomes et des hétérochromosomes ; nous étudierons ensuite les conditions de la pseudogamie et les conséquences qu'elle entraîne.

A. — La répartition des autosomes.

La présence de chromosomes surnuméraires constitue l'irrégularité la plus fréquente chez les *Rhabditis*. Elle se produit parfois sans raison appa-

rente, d'autres fois sous l'influence de divers facteurs expérimentaux (température élevée, colchicine). Elle aboutit généralement à un déséquilibre dans les garnitures chromosomiques.

Chez *Panagrolaimus rigidus*, j'ai observé ainsi des ovocytes qui contenaient huit bivalents au lieu du nombre habituel de quatre. Chez un même animal, toutes les figures de diacinèse montraient des aspects analogues, ce qui conduit à penser que l'origine de cette répartition est située très tôt dans la lignée germinale, peut-être même dans les gamètes de la génération précédente. La taille des chromosomes dans ces figures tétraploïdes est plus faible que celle des chromosomes habituels : on peut supposer, de ce fait, que nous sommes en présence non pas d'une véritable multiplication, mais plutôt d'une fragmentation des chromosomes.

Chez *Rhabditis strongyloides*, une figure qui montre le nombre diploïde de chromosomes au moment de l'émission du premier globule polaire comprend, en réalité, des chromosomes univalents : elle rappelle les aspects que l'on observe dans les œufs à développement pseudogame.

Chez *Rhabditis elegans*, les figures polysomiques sont plus fréquentes que dans les autres espèces : la multiplication du nombre des chromosomes se produit dans le cours de la gamétogenèse. On trouve, en effet, chez les mâles, des figures polyploïdes égarées au milieu de cinèses de maturation tout à fait normales. Chez les hermaphrodites, l'apparition de telles figures est déterminée très facilement par l'action des températures comprises entre 23° C. et 25° C. La polyploïdisation se traduit soit par la multiplication du nombre des chromosomes qui apparaissent dans un seul noyau, au moment de la diacinèse, soit par la production d'ovocytes plurinucléés. Les observations que j'ai effectuées ne permettent de faire aucune hypothèse précise sur le mécanisme qui conduit à la formation de ces figures : l'existence d'un temps de latence, d'environ vingt-quatre heures, entre le moment où l'animal est soumis à une température élevée et celui où les irrégularités deviennent apparentes, permet de supposer, cependant, que la période sensible se trouve dans un stade précoce de la gamétogenèse.

L'influence des températures élevées sur la mitose et la méiose a déjà été signalée par de nombreux auteurs. Les principaux effets obtenus ont été la multiplication ou la réduction du nombre des chromosomes, des modifications portant sur leur structure, ainsi que l'apparition de mutations. La plupart des expériences qui ont eu pour résultat des modifications importantes ont été effectuées à des températures voisines de 35° C. ou plus élevées encore. La fréquence des anomalies observées est faible. Ainsi Dorsey (1936), soumettant des pieds de Seigle à une température de 42°-43° C., constate l'apparition de la polyploïdie dans un grain sur trente. On est frappé du contraste entre ces observations et celles que j'ai faites chez *Rhabditis elegans*. Chez cet animal, les anomalies apparaissent pour une température de 23° C. ; elles atteignent la totalité des gonocytes dès que celle-ci monte à 25° C.

J'ai trouvé, enfin, chez *Rhabditis strongyloides*, quelques ovocytes dans lesquels le nombre des chromosomes est inférieur au nombre habituel.

Dans un cas, un chromosome se trouve égaré dans le cytoplasme de l'œuf. Dans une autre observation, le mécanisme par lequel le nombre des gemini est passé de onze à huit reste inconnu.

B. — La ségrégation des hétérochromosomes.

Chez les *Rhabditis* homozygotes, femelles ou hermaphrodites, rien ne permet, en général, de reconnaître les hétérochromosomes : ceux-ci sont répartis comme les autosomes, dont ils ne se distinguent pas. Il en va de même chez les mâles de *Cephalobus rigidus* et *Rhabditis belari*, dont les chromosomes sexuels ne peuvent être reconnus avec certitude.

Cependant j'ai vu parfois, dans la spermatogenèse ou l'ovogenèse, chez les hermaphrodites de *Rhabditis elegans* et de *Rhabditis dolichura*, une paire de chromosomes se déplacer avec un certain retard, à l'anaphase des divisions de maturation. Ces retards se sont montrés à la fois plus fréquents et plus importants dans une lignée de *Rhabditis dolichura*, caractérisée, en outre, par la proportion élevée des mâles qu'y fournissaient les hermaphrodites autoféconds. J'ai été amené à supposer l'existence d'un lien de causalité entre ces retards et l'apparition des mâles. En effet, il est vraisemblable que les éléments attardés à l'anaphase soient des chromosomes sexuels ; la lenteur particulière qu'ils mettent à se diviser introduit, en ce qui les concerne, la possibilité d'une répartition inégale (à la suite de l'élimination d'un chromosome ou d'une non-disjonction), d'où formation de plusieurs types de spermatozoïdes et apparition des mâles. Une irrégularité de ce genre reste toutefois hypothétique, car je n'ai pu l'observer directement. Ce qui peut d'ailleurs s'expliquer par le fait qu'un tel processus doit être relativement rare : les proportions de mâles que j'ai obtenues conduisent à admettre qu'il ne se produit que dans un seul spermatozoïde sur dix ou vingt, et cela dans une lignée particulièrement favorable.

Le retard à la division d'une paire de chromosomes homologues pose un problème de dynamique cellulaire d'un grand intérêt. Walton (1924) l'a décrit pour les hétérochromosomes d'un autre Nématode, *Physaloptera turgida*. Des observations analogues, beaucoup plus nombreuses, ont été faites sur la division des autosomes chez différentes espèces animales et végétales. D'après Darlington (1937), ces comportements aberrants seraient dus à l'existence de chiasmata interstitiels ou à un arrêt de la terminalisation. La condensation extrême des chromosomes à la fin de la diacinèse m'a empêché de vérifier si une telle hypothèse est justifiée dans le cas présent. Elle constitue, toutefois, une explication possible : en effet, une ou plusieurs modifications dans la structure des hétérochromosomes auront pu entraîner un arrêt de la terminalisation pour ces chromosomes. Le fait que la lignée androgène de *Rhabditis dolichura* ait fait retour à la normale, à la suite d'une série de disjonctions, pourrait alors s'expliquer par l'élimination des chromosomes modifiés. Cette

hypothèse revient à admettre que, dans le sexe homozygote, les chromosomes sexuels ne sont plus entièrement homologues. On pourrait expliquer également le retard des hétérochromosomes, en admettant un défaut de synchronisation entre les mouvements des centromères des hétérochromosomes et ceux des autosomes.

L'élimination d'un hétérochromosome par ce processus est très différente du mécanisme qui a été observé par Boveri (1911) et Schleip (1911) chez les hermaphrodites de *Rhabdias bufonis* et par Dreyfus (1937) chez ceux de *Rhabdias fülleborni*. Chez ces animaux, qui sont pourtant homozygotes, les chromosomes sexuels ne se conjuguent pas au moment de la première division de maturation : leur division est alors équationnelle. La réduction se produit pour eux, durant la seconde division. Le bivalent que forment alors les chromosomes sexuels se divise avec un certain retard par rapport aux autosomes : à la faveur de ce retard se produit l'élimination d'un ou de deux hétérochromosomes ou le passage des deux hétérochromosomes dans une même spermatide (non-disjonction). Un processus identique a été observé par E. Kruger (1913) chez *Rhabditis aberrans*, mais l'élimination d'un chromosome ne s'y produit que d'une manière exceptionnelle. Ainsi, dans ces deux espèces, l'irrégularité première réside dans un défaut de conjugaison des chromosomes sexuels homologues pendant la première division de maturation. Le retard qu'ils montrent ensuite à l'anaphase de la deuxième division en découle, par suite du manque de synchronisme, habituel, entre les cinèses des chromosomes univalents d'une part, des bivalents d'autre part. Le défaut de conjugaison des hétérochromosomes ne se produit que dans la spermatogenèse des hermaphrodites : durant l'ovogenèse, par contre, ils se comportent comme les autosomes. Ainsi cette irrégularité ne saurait être due à la structure propre des hétérochromosomes, mais plutôt à une influence qu'exercerait sur eux le cytoplasme environnant. On peut comparer ces conditions à celles dont dépend, chez certains *Aphides*, la conjugaison des hétérochromosomes dans les œufs androgènes, leur défaut d'appariement dans les œufs thélygènes (Morgan, 1915 ; Schwartz, 1932).

Chez les mâles qui possèdent un hétérochromosome impair, la répartition de ce dernier peut s'effectuer suivant plusieurs modalités. Chez *Rhabditis strongyloides*, il émigre, en entier, dès la première division de maturation, dans l'un des spermatocytes de deuxième ordre. La deuxième division est ensuite équationnelle. Chez *Rhabditis dolichura* et *Rhabditis elegans*, une première différence apparaît du fait que, dès la première division de maturation, l'hétérochromosome unique apparaît scindé. Dans certains cas, il se dirige, sans se diviser, vers l'un des spermatocytes de deuxième ordre ; dans d'autres cas, il subit une division équationnelle. La deuxième division de maturation est, en général, complémentaire de la première, et l'on aboutit ainsi à une ségrégation régulière. Un processus identique a été décrit pour l'hétérochromosome impair du mâle de *Rhabditis pellio* (Kröning, 1923) ainsi que, comme nous venons de le voir, pour les hétérochromosomes non accouplés dans la spermatogenèse des

hermaphrodites chez *Rhabdias bufonis*, *Rhabdias fülleborni* et *Rhabditis aberrans*. Ce genre de ségrégation paraît donc lié au caractère univalent des chromosomes sur lesquels il porte. Des observations analogues ont été effectuées chez d'autres animaux que les Nématodes. La réduction de l'hétérochromosome durant la deuxième division de maturation a été décrite chez plusieurs espèces d'insectes appartenant à des ordres aussi éloignés que les Hétéroptères, les Odonates ou les Coléoptères. On a vu également ce type de ségrégation se produire lorsque, chez des animaux ou des plantes polyploïdes ou hybrides, certains autosomes participent à la méiose sous forme d'univalents. D'après Darlington (1937), la variété des aspects ainsi observés serait une conséquence des différences entre les vitesses d'évolution des centromères dans les chromosomes univalents d'une part, dans les bivalents d'autre part.

C. — La pseudogamie.

Les œufs dont le développement s'opère suivant un mode pseudogame sont fécondés par un spermatozoïde qui, après y avoir pénétré, reste inerte et dégénère. De ce fait, l'hétérogamétie du mâle ne peut manifester son action, et de tels œufs fournissent des animaux qui sont tous femelles. Outre les œufs pseudogames, *Rhabditis belari* fournit encore une certaine proportion d'œufs dont le développement suit entièrement les voies de l'amphimixie classique et qui donnent des animaux des deux sexes.

En comparant les processus du développement dans des œufs de *Rhabditis belari* à ceux qui ont été décrits chez d'autres *Rhabditis*, amphimixiques, pseudogames ou parthénogénétiques, nous essaierons de mettre en évidence certaines caractéristiques essentielles de la pseudogamie.

a. — L'activation.

L'œuf de *Rhabditis belari* reste inerte s'il n'a pas été activé par la pénétration d'un spermatozoïde. Celui-ci entraîne les processus habituels : formation de la membrane de fécondation et déclenchement des cinèses de maturation. Chez la forme pseudogame de *Rhabditis pellio*, P. Hertwig (1920) décrit la même inertie de l'œuf non fécondé. Chez *Rhabditis aberrans*, par contre, E. Kruger (1913) signale le développement d'œufs non fécondés, donc entièrement parthénogénétiques, à côté d'œufs pseudogames ou même amphimixiques. Enfin, chez certaines espèces, comme *Rhabditis XX* (Belar, 1923), le développement est entièrement parthénogénétique : la pénétration d'un spermatozoïde n'y a pas été observée.

La présence d'un spermatozoïde dans l'œuf est, par définition, une condition de la pseudogamie. Mais la signification de ce phénomène n'est peut-être pas identique dans les diverses espèces pseudogames. Chez *Rhabditis belari*, l'œuf pseudogame est inhibé dans son développement

comme un œuf amphimixique, et la pénétration d'un spermatozoïde est indispensable à son activation. Par contre, dans l'œuf de *Rhabditis aberrans*, les conditions du développement parthénogénétique sont sans doute réalisées d'une manière moins imparfaite : il est possible que, dans cette espèce, la pénétration d'un spermatozoïde et la pseudogamie ne constituent que des incidentes superflues dans un développement purement autonome de l'œuf.

b. — La régulation chromosomique.

Les stades de la prophase méiotique sont, chez *Rhabditis belari*, identiques à ceux d'une espèce amphimixique : la diacinèse, en particulier, comporte toujours une conjugaison normale des chromosomes homologues. Dans un certain nombre d'œufs, le développement se poursuit, jusqu'au bout, suivant les voies habituelles de l'amphimixie. Mais, le plus souvent, l'œuf n'émet qu'un seul globule polaire, en même temps que les bivalents se divisent deux fois : ainsi la garniture diploïde se trouve rétablie sans fusion des pronuclei. Par contre, chez *Rhabditis pellio*, *Rhabditis XX* et *Rhabditis aberrans*, formes pseudogames, les chromosomes ne se conjuguent pas à la diacinèse : durant l'émission du globule polaire, ils ne subissent qu'une seule division, équationnelle.

De même, chez une espèce parthénogénétique *Rhabditis XIX* : la maturation ovulaire se déroule comme chez *Rhabditis belari* ; elle comporte la formation de bivalents qui se divisent deux fois, pendant l'expulsion d'un seul globule polaire. D'autre part, on sait que, chez de nombreux organismes à développement parthénogénétique, l'ovogenèse comporte la disparition des stades synaptiques.

Ainsi la régulation chromosomique, dans les œufs pseudogames, peut s'opérer suivant des modalités variées dont la diversité même se retrouve chez les espèces parthénogénétiques. Dans tous les cas, l'émission d'un seul globule polaire, qui ne se rencontre jamais dans les œufs amphimixiques, constitue un processus caractéristique de la gynogenèse.

c. — L'apparition de la dicentrie et la première division de segmentation.

Dans les œufs amphimixiques de *Rhabditis belari*, l'apparition de la dicentrie ne pose pas de problème particulier : elle s'opère sans doute comme chez une espèce amphimixique normale. Dans les œufs pseudogames, le spermatozoïde fournirait, d'après Belar (1924), les centrosomes de la première division de segmentation. Le rôle joué par le spermatozoïde dans l'œuf pseudogame serait donc double : d'une part, il induit son activation ; d'autre part, il permet l'établissement de la dicentrie. L'évolution des centrosomes serait alors identique à celle qui caractérise le développement amphimixique. Par contre, et c'est là la principale originalité de la pseudogamie, la chromatine du spermatozoïde reste inerte.

Cet examen comparatif fait donc ressortir deux points essentiels par lesquels le développement pseudogame se distingue de l'amphimixie : maturation de type gynogénétique et inertie de la chromatine mâle. Ces particularités demandent à être examinées d'une manière plus approfondie.

L'émission des globules polaires chez *Rhabditis belari* offre un exemple unique de passage de la cinèse équationnelle vers un type gynogénétique. En effet, durant la maturation des œufs amphimixiques, comme dans celle des œufs pseudogames, les bivalents sont scindés deux fois. Dans les œufs amphimixiques, ces divisions se produisent, respectivement, durant les métaphases de la première et de la seconde cinèse de maturation. Dans les œufs pseudogames, l'une des divisions continue à s'effectuer à la fin de la première et unique métaphase. Quant à l'autre, elle est précoce et on la voit apparaître durant l'anaphase ou même au début de la métaphase. Nous pouvons donc interpréter l'ensemble des figures observées comme l'expression d'une certaine variabilité dans le moment auquel s'accomplit l'une des disjonctions de bivalents. Suivant qu'elle s'opère avant ou après la télophase de la première cinèse de maturation, la seconde cinèse est ou n'est pas inhibée : le pronucleus formé est, du même coup, diploïde ou haploïde. Une disjonction des bivalents s'opérant d'une manière plus précoce encore permet de comprendre le déroulement de la maturation telle qu'elle se produit chez *Rhabditis XX* et chez *Rhabditis aberrans*. Une hypothèse analogue a déjà été émise par DE BAEHR (1920) pour rendre compte des aspects cytologiques de la parthénogenèse chez *Aphis palmæ* et passer ainsi, de proche en proche, à la disparition complète des processus synaptiques. Les observations faites chez *Rhabditis belari* montrent qu'il ne s'agit pas là d'une vue de l'esprit, mais qu'effectivement la disjonction des bivalents peut s'opérer dans les ovocytes d'un même animal à des moments différents de la méiose. La théorie de DARLINGTON (1937), qui voit dans une altération des rapports de temps entre les divers processus caractéristiques de la méiose l'origine de certaines formes de parthénogenèse, trouve ici une confirmation remarquable.

Le lien qui existe entre le mode de développement de l'œuf et la détermination du sexe m'a permis de discerner certaines conditions de la pseudogamie. Elle est rendue plus fréquente, en même temps que la disjonction des bivalents devient, statistiquement, plus précoce, par l'action de plusieurs facteurs : vieillissement de la femelle, élévation de la température, substances chimiques dont l'origine semble être spécifique. J'ai été conduit ainsi à supposer que la pseudogamie est déterminée par la présence d'une substance s'accumulant dans le corps de l'animal et dont la synthèse serait accélérée par une température élevée. De nouvelles recherches sont nécessaires pour permettre d'apprécier le bien-fondé de cette hypothèse. Dès à présent, nous pouvons admettre que l'instant auquel s'opère la disjonction des bivalents est fixé, pour un ovocyte déterminé, d'une manière statistique. La variabilité individuelle autour d'un temps moyen, soumis lui-même à l'influence de certains facteurs,

expliquerait, à la fois, la diversité des aspects observés et l'évolution de la proportion des sexes.

Quant à l'inertie de la chromatine spermatique, elle n'est pas spéciale à la pseudogamie ; elle a déjà été observée en présence de diverses conditions réalisées expérimentalement. Ainsi, certaines fécondations hybrides (Kupelwieser, 1908 ; Bataillon et Tchou-Su, 1929), de même que le traitement préalable du sperme par des radiations ou par la trypaflavine conduisent à l'inhibition de la chromatine mâle qui persiste sous la forme d'un bloc, finalement résorbé. Les résultats obtenus par Moore (1916) s'apparentent davantage encore aux aspects que fournissent les œufs pseudogames. Cet auteur soumet des œufs vierges d'*Arbacia* à un traitement activant (solution d'acide butyrique) et en sépare ensuite la membrane par agitation. Les œufs ainsi traités peuvent, bien que déjà activés, être inséminés par le sperme de la même espèce ; et l'on constate que les spermatozoïdes qui y ont pénétré ne subissent aucune modification, tandis que le pronucleus femelle poursuit son évolution.

Chez *Rhabditis belari*, la destinée du spermatozoïde est adaptée au déroulement des divisions de maturation : il n'entre en activité que lorsque celles-ci ont conduit à la formation d'un pronucleus femelle haploïde. D'autre part, chez *Rhabditis pellio*, P. Hertwig (1920) obtient, à la suite d'une seule mutation, à la fois la maturation de l'œuf suivant un mode gynogénétique et l'inertie du spermatozoïde. Ces deux phénomènes paraissent donc liés. On pourra supposer, alors, soit que le fonctionnement du spermatozoïde est inhibé directement par la présence d'un pronucleus diploïde, soit que le déroulement des cinèses de maturation suivant un mode gynogénétique et l'inhibition du spermatozoïde dépendent tous deux d'un même facteur cytoplasmique. Le déroulement de la fécondation dans les œufs amphimixiques des Nématodes me conduit à préférer la première hypothèse. En effet, le spermatozoïde, après avoir pénétré dans l'œuf, ne se modifie jamais tant que les divisions de maturation ne sont pas terminées. Sa transformation en pronucleus mâle est, par contre, déclenchée par la fin des divisions de maturation et semble être ainsi sous la dépendance du pronucleus femelle. Cette hypothèse qui fait de l'inertie du spermatozoïde une conséquence de l'état diploïde du pronucleus femelle séduit par son unité : s'ajoutant aux observations que nous avons faites sur la disjonction des bivalents, elle permet, en effet, d'expliquer le déclenchement de la pseudogamie par une simple altération de la chronologie habituelle de la méiose.

L'observation d'un cas de disjonction précoce des bivalents chez *Rhabditis strongyloides* permet de supposer qu'il s'agit là d'une tendance commune chez les *Rhabditis* ; c'est sans doute à la multiplication d'anomalies de ce genre que sont dus les indices andriques bas que nous avons rencontrés chez *Rhabditis lambdiensis* et *Diplogaster lheritieri*. L'existence de formes pseudogames à côté des formes amphimixiques chez *Rhabditis pellio*, *Rhabditis leptodera*, *Rhabditis longicauda*, montre qu'à cette prédisposition initiale peuvent s'ajouter des facteurs qui la rendent prépon-

dérante. La facilité particulière avec laquelle cette disjonction se produit chez les *Rhabditis* a sans doute permis l'apparition de la pseudogamie chez ces animaux : dans le reste du règne animal, on observe plutôt des cas de parthénogenèse rudimentaire, dans lesquels un œuf, activé sans pénétration d'un spermatozoïde, voit son développement arrêté par la présence d'une garniture chromosomique insuffisante, due au défaut de régulation. Ainsi une propriété nouvelle de l'ovocyte semble avoir permis à la parthénogenèse d'apparaître, chez les Nématodes, suivant des voies particulières qui confèrent à la reproduction de ces animaux une allure isolée au milieu des nombreux cas de parthénogenèse qui sont connus dans le règne animal.

TROISIÈME PARTIE

LA DIFFÉRENCIATION DES CARACTÈRES SEXUELS

En étudiant les processus chromosomiques de la gamétogenèse, nous avons pu voir que la réalisation de l'une ou de l'autre des formes sexuelles dépend de l'équilibre génétique qui existe dans l'œuf. Mais l'analyse des facteurs qui participent à cet équilibre n'a pu être amorcée que d'une manière très grossière : elle se trouvait rapidement limitée par notre connaissance insuffisante des processus physiologiques qui caractérisent la gamétogenèse. La poursuite de l'analyse génétique se trouve donc liée à l'éclaircissement des caractéristiques dynamiques de la différenciation sexuelle. Ainsi, conduit par les nécessités de la recherche, j'ai entrepris l'étude physiologique de la formation des caractères sexuels. Celle-ci nécessite l'utilisation de techniques nombreuses et variées. L'examen des anomalies revêt dans ce domaine une importance capitale : formes souvent intermédiaires entre les types sexuels bien différenciés, celles-ci permettent d'opérer une distinction entre les divers processus qui ne sont pas rigoureusement liés. De plus, l'observation morphologique est insuffisante pour nous permettre de progresser dans cette voie : la recherche des phases critiques impose en particulier la possibilité de connaître quantitativement les phénomènes étudiés.

Les problèmes envisagés s'avéraient ainsi trop variés pour laisser espérer, d'une première étude, autre chose que des résultats partiels : j'ai cherché avant tout à poser quelques jalons, à définir des méthodes de travail et à émettre des hypothèses qu'il sera nécessaire de soumettre à l'épreuve de travaux ultérieurs.

Nous examinerons d'abord les résultats qu'a apportés l'étude morphologique de la différenciation sexuelle. La discrimination des formes qui se succèdent durant la gamétogenèse va nous conduire alors à examiner les relations dynamiques entre les divers stades ; mais nous serons bientôt arrêtés dans cette voie par l'imprécision de nos méthodes. La nécessité apparaissant d'établir des comparaisons quantitatives, nous serons amenés à mesurer le débit ovarien en examinant la fécondité qui en est la résultante directe. Enfin, l'application à l'étude des espèces hermaphrodites des méthodes quantitatives ainsi élaborées nous conduira à des considérations intéressantes sur la spermatogenèse de ces animaux.

I. — MORPHOLOGIE DE LA DIFFÉRENCIATION SEXUELLE

Chez la plupart des êtres vivants, le dimorphisme sexuel n'apparaît pas d'emblée, dès les premiers stades larvaires. Les Nématodes n'échappent pas à cette règle, et, à son éclosion, la larve de *Rhabditis* ne présente pas encore trace d'une différenciation qui apparaîtra seulement pendant la croissance postembryonnaire. Ainsi l'évolution des *Rhabditis* comporte certaines phases qui sont identiques dans les deux sexes, à côté de périodes différenciatrices. Un premier examen, purement morphologique, va nous permettre de distinguer certaines d'entre elles. Nous étudierons d'abord la formation de l'appareil génital et des caractères sexuels externes, puis la différenciation des gamètes.

1. — Différenciation de l'appareil génital.

Au moment de l'éclosion, l'ébauche génitale de la larve est réduite à un groupe de quatre cellules. La formation des gonades, à partir de ce rudiment génital, a été suivie chez plusieurs *Rhabditis : Rhabditis aberrans*, par E. Krüger (1913) ; *Rhabditis elegans* et *Rhabditis dolichura*, par Honda (1925). Le développement de l'appareil génital comporte la différenciation de ses parois et celle des conduits génitaux, puis la formation des annexes caudales chez le mâle. Chez les femelles munies d'ovaires pairs, cette morphogenèse s'opère d'une manière symétrique, le rudiment génital s'allongeant, à la fois, par ses extrémités antérieure et postérieure. Chez le mâle, au contraire, la différenciation est asymétrique, car la croissance s'opère uniquement par le bord antérieur du rudiment génital. Celui-ci, après s'être accru en direction de la tête de l'animal, se recourbe ensuite, et la progression se poursuit, dirigée cette fois postérieurement, jusqu'à ce que l'ébauche du testicule rencontre le rectum. Chez les hermaphrodites fonctionnels, la formation de l'appareil génital s'effectue comme chez les femelles des espèces gonochoriques.

D'après Maupas (1899), qui l'a étudié spécialement chez *Cephalobus ciliatus*, le développement des gonades commence avant la troisième mue, pendant le troisième stade de la vie larvaire. L'entrée en activité du rudiment génital, qui n'avait subi aucune modification depuis la fin de la segmentation de l'œuf, répond sans doute à un stimulus interne spécifique. Remarquons à ce propos que le troisième stade de la vie larvaire est généralement celui durant lequel apparaissent les formes de résistance des Nématodes (« enkystement » des *Rhabditis*). Peut-être existe-t-il un lien direct entre cet enkystement et l'activité ou l'inertie du rudiment génital ?

La formation de l'appareil copulateur du mâle ainsi que l'ouverture de la vulve s'effectuent plus tardivement, peu avant la quatrième et dernière mue larvaire. A la constitution de ces organes participent, à la fois, des cellules provenant du rudiment génital et d'autres qui appartiennent à

l'hypoderme. Peut-être faut-il supposer que leur différenciation s'effectue sous l'influence d'une induction qui aurait son origine dans les gonades ?

J'ai observé parfois des anomalies dans la formation de l'appareil génital. La plupart d'entre elles portaient sur la structure de la queue chez le mâle. Ainsi, chez *Rhabditis belari* et *Panagrolaimus rigidus*, on constate une variabilité assez grande dans le nombre et la position des papilles. J'ai trouvé d'autre part, dans les élevages de *Rhabditis strongyloides*, quelques mâles dont la bursa est fortement réduite, ou a même complètement disparu (fig. 9) : la queue présente dans ce dernier cas une forme nettement femelle. Les spicules sont présents, mais un peu plus petits que ceux des mâles normaux. De tels mâles sont apparus durant quelques jours, dans une même culture, en nombre assez élevé : il m'a été impossible d'en trouver d'autres par la suite. Les femelles auxquelles ils ont été accouplés

Fig. 9. — Mâles présentant une structure anormale de l'extrémité caudale.

ont donné naissance à une descendance normale. Nous pouvons en conclure, d'une part, que l'absence de bursa n'a pas empêché ces mâles de copuler ; d'autre part, que leur anomalie résulte probablement d'une action exercée par le milieu. Remarquons qu'il s'agit là d'un phénomène rare chez les Nématodes : en effet, la plupart des cas d'intersexualité qui ont été décrits jusqu'à présent (Steiner, 1923) montrent la présence d'un appareil copulateur rudimentaire, de type mâle, chez des individus qui possèdent des gonades femelles.

Enfin nous avons vu que, chez *Rhabditis elegans*, de nombreux mâles polysomiques présentent la même structure que les mâles normaux, bien que leur gamétogenèse se soit troublée au point de les rendre stériles. Dans un seul cas, la polysomie a déterminé, en même temps que l'apparition de l'hermaphrodisme dans la gonade, une réduction de l'appareil copulateur du mâle, analogue à celle que j'avais trouvée chez *Rhabditis strongyloides*.

2. — Différenciation des gamètes.

L'évolution que subissent les cellules germinales des Nématodes, depuis le stade de gonocytes jusqu'à la forme achevée des gamètes mûrs, a fait

l'objet de nombreuses recherches, chez plusieurs espèces différentes. Les travaux les plus importants ont été faits sur *Parascaris equorum*. Malheureusement, l'existence de divergences entre les descriptions fournies par les auteurs crée des incertitudes sur lesquelles, depuis près de trente ans, la lumière n'a pas encore été faite. Dans ces études, les aspects les plus variés de la différenciation des gamètes ont été abordés : évolution nucléaire, évolution des éléments figurés (chondriome, appareil de Golgi), métabolisme de la cellule germinale (lipogenèse, formation du glycogène, des protéines), etc.

Je n'ai pu reprendre, sur la gamétogenèse des *Rhabditis*, l'ensemble des études effectuées sur d'autres espèces. J'ai examiné seulement, et d'une manière très rapide, l'évolution du noyau ainsi que la croissance du cytoplasme et la formation des lipides dans les cellules germinales.

A. — L'évolution du noyau pendant la gamétogenèse.

Une incertitude subsiste sur le moment auquel les cellules germinales commencent à se multiplier. Il est, en effet, difficile de distinguer, dans les gonades en voie de formation, les gonies indifférenciées des cellules de la paroi en cours de multiplication. Dès le début de la période de reproduction, la gonade apparaît, chez les *Rhabditis*, sous la forme que j'ai décrite, d'un tube contenant un très grand nombre de cellules germinales. L'évolution simultanée des gonocytes voisins aboutit, alors, à une division du tube génital en plusieurs zones, dans chacune desquelles les noyaux se trouvent à des stades identiques de la méiose. La disposition de ces zones, l'une à la suite de l'autre, ne laisse place à aucun doute sur l'ordre de succession dans le temps des divers stades nucléaires. Les figures de la planche XV offrent un certain nombre d'exemples de cette disposition. Un examen rapide permet de distinguer dans la gonade cinq zones bien reconnaissables.

a. Zone de multiplication des gonies. — Dans cette zone, les noyaux sont nombreux, serrés les uns contre les autres. Ils occupent presque toute la cellule, qui ne contient qu'une mince couche de cytoplasme. La chromatine s'y trouve sous forme de grains entourant un volumineux nucléole. On y voit presque toujours un petit nombre de mitoses.

b. Zone de synapsis. — Cette zone suit la précédente presque sans transition. La chromatine s'y trouve ramassée sous la forme d'un peloton enchevêtré, souvent disposé en calotte à l'un des pôles du noyau. Cet aspect cache sans doute le stade leptotène. Les noyaux et les cellules de cette zone ont la même taille que ceux de la zone précédente.

c. Zone des noyaux pachytènes. — Le stade pachytène se reconnaît facilement, car la disposition des chromosomes y est tout à fait caractéristique : ils forment des anses épaisses, en nombre correspondant au nombre

haploïde de l'espèce. Les chromomères sont, en général, bien visibles. La taille des noyaux et des cellules est légèrement plus grande que dans la zone précédente.

d. Zone d'interphase. — Dans les noyaux pachytènes, la colorabilité des chromosomes diminue progressivement. En même temps, les filaments deviennent plus fins et paraissent plus nombreux : leur disposition est moins régulière (stade diplotène). Puis la colorabilité continuant à décroître, les noyaux passent graduellement à une structure d'interphase postsyndétique. La chromatine y est répartie en un réseau irrégulier, difficile à colorer. Dans cette zone, la croissance des noyaux et des cellules se poursuit, et on voit apparaître les premières différences entre spermatocytes et ovocytes. La chromatine des spermatocytes présente, en effet, un aspect plus granuleux, fixant mieux les colorants que celle des ovocytes, où le réseau se compose plutôt de filaments très fins, dont le diamètre reste constant.

e. Zone des divisions de maturation. — A partir d'un endroit déterminé de l'ovaire, la colorabilité de la chromatine augmente brusquement, tandis que les chromosomes prennent les formes caractéristiques de la diacinèse. Au début de cette zone, on voit parfois quelques noyaux dans lesquels les chromosomes apparaissent, en nombre diploïde, sous forme de filaments très fins, disposés parallèlement. Puis l'épaississement de ces filaments se poursuit, en commençant par leurs points de rencontre. L'appariement des chromosomes, qui s'opère en général par leurs extrémités, est alors bien visible. Puis les filaments se clivent et montrent des aspects de tétrades très caractéristiques. Enfin la condensation continuant à s'accentuer aboutit à l'apparition des gemini typiques, déjà décrits : grains ou bâtonnets très courts reliés par une extrémité, parfois par les deux et formant alors un anneau.

B. — La différenciation cytoplasmique durant la gamétogenèse.

La croissance des gonocytes commence, comme nous l'avons vu, dans la zone des noyaux pachytènes. Dans la spermatogenèse, cette croissance se poursuit jusqu'à la zone de maturation : elle se déroule à une vitesse uniforme, assez lente. Au contraire, la croissance des ovocytes s'accélère brusquement dans la zone d'interphase. Les cellules, qui étaient, jusqu'alors, disposées sur plusieurs rangs de front, atteignent bientôt toute la largeur du tube ovarien. Celui-ci se termine par une série linéaire, composée d'un petit nombre d'ovocytes dont les tailles augmentent rapidement.

Cette croissance active des gonocytes s'accompagne d'une synthèse lipidique importante. Dans les testicules, la coloration au noir Soudan montre que les graisses sont contenues dans le cytoplasme sous la forme de fines gouttelettes. Dans les premières zones, alors que la couche cyto-

plasmique est peu épaisse, ces gouttelettes soulignent les limites cellulaires (Pl. XIII, fig. 8 et 9). Leur taille varie peu durant la spermatogenèse. Dans l'ovogonie, les premières zones montrent une disposition des lipides identique à celle que l'on trouve dans les spermatogonies. Dans la zone d'interphase, par contre, ces gouttelettes se multiplient et leur volume augmente : elles envahissent ainsi tout le cytoplasme de l'ovocyte, dont elles constituent certainement les principales réserves. Cette lipogenèse s'établit très brusquement, comme le montre la figure 9 (Pl. XIII).

Ainsi, dans l'évolution des noyaux comme dans celle du cytoplasme, les premières différences entre la spermatogenèse et l'ovogenèse se font jour à la fin du stade pachytène. Elles se traduisent par une colorabilité plus grande de la chromatine dans les spermatocytes, une croissance et une lipogenèse plus actives dans les ovocytes. On pourra objecter que la structure de la chromatine, observée durant l'interphase de la spermatogenèse, est due sans doute à un artefact de fixation : il n'en reste pas moins que cet aspect n'apparaît pas durant l'ovogenèse et qu'il constitue l'indice de propriétés différentes.

Il existerait donc, à ce niveau, une phase critique de la gamétogenèse. Cette crise a d'ailleurs été reconnue, par d'autres méthodes, dans l'ovogenèse de plusieurs espèces différentes. Chez les Poissons et les Batraciens, Metscherskaja (1935) constate un doublement de l'activité respiratoire des ovocytes au moment où commence la vitellogenèse. Au même stade, Duspiva (1942) remarque une forte élévation de la concentration cytoplasmique en dipeptidases, et Brachet (1944) y trouve une teneur en estérase plus forte que dans les stades précédents.

L'examen de la succession des zones dans la gonade des *Rhabditis* montre en outre que l'évolution des cellules germinales n'est pas régie par une loi chronologique identique pour chacune d'entre elles. En effet, les premières phases de différenciation de la gonade, qui sont rapidement parcourues, comportent une multiplication abondante des gonocytes. Dès le début de la période de reproduction, l'ovaire contient ainsi des ovogonies en nombre supérieur à celui des ovocytes qui seront pondus par la suite. Les noyaux de ces ovogonies commencent alors à parcourir les stades de la prophase méiotique, mais le grand accroissement s'accomplit plus lentement et limite le nombre d'ovocytes formés. Ainsi, malgré l'absence d'une séparation anatomique, nous trouvons ici un équivalent de la structure habituelle des tubes ovariens chez les insectes, composés d'une chambre germinale, dans laquelle les gonies se multiplient et commencent leur évolution, suivie d'une zone d'accroissement où la croissance des ovocytes s'effectue à un rythme différent. On remarquera que nous retrouvons ainsi la division de Maupas, qui distinguait dans l'ovaire des *Rhabditis* un germigène suivi d'un vitellogène. Le passage des ovocytes du germigène au vitellogène correspond à la crise que l'examen cytologique nous a permis de déceler.

C. — La gamétogenèse des hermaphrodites.

L'étude des premiers stades de la spermatogenèse est difficile à réaliser chez les hermaphrodites à cause de la brièveté de cette phase. Je n'ai pu, de ce fait, m'assurer qu'ils sont identiques à ceux que nous ont montré les espèces gonochoriques. L'ovogenèse, par contre, est facile à étudier : elle est identique à celle des espèces gonochoriques.

L'étude des hermaphrodites permet encore d'observer le passage de la spermatogenèse à l'ovogenèse. Schleip (1911), étudiant cette transition chez *Rhabdias bufonis*, décrit une zone de passage qui contiendrait des cellules en voie de dégénérescence. Schaake (1931) a examiné la même espèce et trouve, à la limite, une zone de spermatogenèse normale : le grand accroissement des ovocytes commencerait chez cette espèce avant que tous les spermatocytes aient terminé leur évolution, ce qui conduit à un certain enchevêtrement des cellules en voie de différenciation dans des sens différents. Chez d'autres espèces, certains auteurs ont montré la présence de plusieurs périodes de spermatogenèse et d'ovogenèse qui alterneraient régulièrement. Potts (1910) observe une telle succession chez *Rhabditis gurneyi*. Gouilliart (1932) décrit chez *Parascaris equorum* un individu hermaphrodite dans lequel chacun des ovotestis contient plusieurs zones de spermatogenèse et d'ovogenèse.

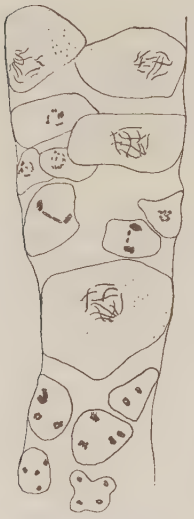


Fig. 10. — Passage de la phase de spermatogenèse à la phase d'ovogenèse chez un hermaphrodite.

Chez *Rhabditis elegans* et *Rhabditis dolichura*, je n'ai jamais observé qu'une seule phase de spermatogenèse : celle-ci se produit toujours au début de la période de reproduction. Comme le montre la figure 10, le passage de la spermatogenèse à l'ovogenèse s'effectue très rapidement et sans que l'on puisse apercevoir une zone de dégénérescence : quelques spermatocytes sont encore en train d'effectuer leurs divisions de maturation, tandis que le grand accroissement des ovocytes est déjà en cours. Parfois, quelques-uns des derniers spermatocytes sont dépassés dans l'ovotestis par la croissance rapide des ovocytes : on voit alors une petite zone de spermatogenèse au milieu d'une série d'ovocytes. De telles zones sont toujours très peu importantes, et on ne les trouve que chez les jeunes hermaphrodites ; elles ne sauraient donc être interprétées comme l'indice d'une alternance entre périodes d'ovogenèse et périodes de spermatogenèse.

La disposition de la zone de passage nous permet de comparer, une fois de plus, la marche de l'ovogenèse et celle de la spermatogenèse. Dans cette zone, les noyaux des ovocytes sortent à peine du stade pachytène, alors que ceux des spermatocytes ont atteint ou dépassé la diacinèse. Ainsi, dans l'ovogenèse, les stades de la méiose suivent avec un certain retard l'évolu-

tion des spermatocytes qui ont commencé leur différenciation presque en même temps qu'eux. Par contre, la croissance des ovocytes est non seulement plus importante, mais elle est aussi plus rapide que celle des spermatocytes. Il semble donc se produire, à la limite, une sorte de compensation entre un ralentissement que subit l'évolution du noyau, d'une part, et une accélération de la croissance du cytoplasme, d'autre part. Ces observations concordent avec celles qui ont été faites plus haut pour montrer que la différenciation sexuelle des gamètes a déjà commencé à la fin de la zone des noyaux pachytènes.

3. — Conclusion.

Cet examen rapide montre que la formation de l'appareil génital proprement dit et la différenciation du sexe des gamètes s'effectuent successivement dans le temps. Après la dernière mue larvaire, l'appareil génital est entièrement constitué : la différenciation des gamètes, au contraire, est alors à peine commencée. Chez les hermaphrodites, on voit, en même temps que la gonade termine une morphogenèse typiquement femelle, les premières cellules germinales évoluer pour former des spermatozoïdes. La différenciation sexuelle des *Rhabditis* hermaphrodites ne peut donc être interprétée, suivant un schéma simple, comme gouvernée par une succession de phases, d'abord mâle, ensuite femelle. Il faut admettre que les facteurs qui conduisent à la différenciation de l'appareil génital ne sont pas identiques à ceux dont dépend l'orientation de la gamétogenèse, ou, tout au moins, que les seuils critiques de ces deux processus ne correspondent pas entre eux. Cette hypothèse s'accorde avec une observation faite par Dragoiu et Fauré-Frémiet (1920) ; ces auteurs ont décrit, en effet, un exemplaire de *Parascaris equorum* dont les ovaires, normaux quant à leur disposition, ne contenaient aucun ovocyte, mais seulement un peu de mucus.

En comparant l'évolution des gamètes dans le testicule et dans l'ovaire, il a été impossible de trouver une différence nette entre les zones de multiplication des deux gonades : les noyaux y évoluent de la même manière, jusqu'au stade pachytène. La différenciation apparaît ensuite, marquée principalement, dans l'ovogenèse, par un ralentissement de l'évolution nucléaire accompagné d'une croissance cytoplasmique importante. La discontinuité entre les processus prépondérants dans le germigène et ceux qui dominent au niveau de la zone d'accroissement est beaucoup moins évidente dans le testicule : la croissance cytoplasmique, en particulier, s'effectue à une vitesse sensiblement uniforme. Ainsi la simple observation montre que les divers stades de l'évolution nucléaire et la progression de la croissance cytoplasmique ne correspondent pas entre eux de la même manière durant la spermatogenèse et dans l'ovogenèse. Le manque de précision des comparaisons que j'ai pu effectuer impose ici une limite à l'analyse : celle-ci pourra être poursuivie lorsqu'une étude quantitative de la cinématique cellulaire aura fourni des repères à la fois plus nombreux

et plus précis. Cette étude cinématique de la gamétogenèse exigera la convergence de deux sortes d'observations. Les premières, portant sur la distribution, dans la gonade, des stades caractéristiques de la différenciation, ont été commencées dans ce chapitre par une description de ces stades : celle-ci devra être complétée par une classification plus fouillée des formes successives, accompagnée d'une étude quantitative de leur distribution. Nous devrons ensuite définir le facteur *temps* en appréciant la durée de certaines phases qui serviront de référence. Il m'a semblé que l'examen du débit ovarien pouvait offrir un moyen simple d'introduire la mesure du temps dans l'analyse de l'ovogenèse. Afin de préciser cette notion, j'ai été amené à effectuer une étude quantitative de la ponte, qui constituera l'objet principal du chapitre suivant.

II. — DONNÉES QUANTITATIVES SUR LE FONCTIONNEMENT DE L'OVAIRE

L'étude du débit ovarien a nécessité, en premier lieu, l'établissement d'une méthode, adaptée à cette mesure, que nous examinerons d'abord. Grâce à elle, j'ai pu analyser le fonctionnement de l'ovaire chez plusieurs espèces de *Rhabditis* et apporter quelques compléments intéressants aux observations, déjà faites, sur la différenciation des ovocytes chez ces animaux.

1. — Méthode d'étude et définitions préalables.

Pour déterminer le nombre d'ovocytes formés chez une femelle durant une période donnée, plusieurs méthodes semblent possibles. La plus simple consiste à dénombrer les ovocytes au moment de leur passage dans l'utérus : elle est malheureusement impraticable, dès que l'on veut faire porter cette détermination sur une durée prolongée. On pourrait aussi compter les œufs qui sont expulsés par l'animal et qu'on retrouve dans le milieu d'élevage : ce dénombrement est difficile à effectuer avec une exactitude suffisante, car la petite taille des œufs et leur couleur légèrement jaunâtre les rendent peu visibles au milieu de la gélose nutritive. Enfin un troisième procédé consiste à dénombrer les animaux adultes qui sont issus des œufs pondus par une femelle. Cette opération, facile à réaliser sur un grand nombre d'animaux, permet d'obtenir des données numériques abondantes. Les repiquages de géniteurs, pratiqués à intervalles de temps réguliers, séparent les pontes successives et fournissent le moyen d'étudier les variations de la fécondité dans le temps. C'est à ce dernier procédé que je me suis arrêté.

Cette méthode présente l'inconvénient de fournir un résultat dont la signification est complexe. En effet, lorsqu'on dénombre les animaux parvenus à maturité sexuelle dans une culture sur laquelle un couple a séjourné et s'est reproduit durant vingt-quatre heures, les chiffres que l'on obtient résultent de l'interférence de quatre facteurs différents, au moins :

1° L'intensité de l'ovogenèse des parents, que nous nous proposons de mesurer ;

2° La proportion d'ovocytes fécondés. Si une femelle a été inséminée d'une manière insuffisante, le défaut de spermatozoïdes pourra entraîner la dégénérescence d'un certain nombre d'ovocytes qui n'auront pu être fécondés. Les élevages de couples isolés permettent de réduire considérablement ce risque ;

3° La durée du séjour des œufs dans l'utérus de la femelle, qui peut être différente selon les espèces et suivant l'âge des femelles ;

4° La léthalité embryonnaire et postembryonnaire.

D'autres facteurs encore peuvent intervenir, et la part qui revient à chacun d'eux dans la fécondité observée sera parfois difficile à discerner. Il faudra donc soumettre les chiffres obtenus à une critique serrée. Malgré l'utilisation d'animaux aussi semblables que possibles, élevés dans des conditions identiques, l'interaction de divers facteurs et leurs fluctuations propres entraînent une variabilité importante de la fécondité. Cette variabilité m'a obligé à travailler sur des grands nombres ; je les ai obtenus en groupant les chiffres qui avaient été fournis par des couples isolés. Les séries de couples dont les fécondités étaient ainsi additionnées ont été constituées à l'aide d'animaux tous issus des mêmes parents (ou des mêmes grands-parents dans le cas de séries très importantes ou d'animaux à fécondité réduite). Les chiffres fournis par ces séries de couples ont été soumis à une première analyse statistique. En examinant la fécondité dans la première génération de *Rhabditis strongyloïdes*, je préciserai, sur un exemple concret, la méthode que j'ai utilisée.

A partir d'un élevage en masse, effectué dans une boîte de Petri, j'ai isolé une femelle fécondée dont les descendants ont servi à constituer la première série d'expériences. Les couples ont été soumis à une température de 17° C. ; ils ont été repiqués tous les jours. Chaque culture, contenant la ponte déposée par la femelle en une journée, était dénombrée dès que les descendants atteignaient la maturité sexuelle, soit sept jours après le dépôt des œufs. Les chiffres obtenus sont groupés dans le tableau XXIII. Chaque ligne horizontale de ce tableau correspond à la descendance d'un couple unique. Certaines cultures ont été poursuivies durant dix jours. D'autres ont été arrêtées plus tôt. Au bas du tableau, une première ligne porte le total brut des descendants obtenus chaque jour ; une seconde ligne contient la fécondité journalière rapportée au nombre d'animaux qui ont été effectivement cultivés.

L'examen de la fécondité journalière moyenne va nous retenir en premier lieu. Les fluctuations importantes des fécondités individuelles nous obligent à n'accepter qu'avec une certaine prudence de tels chiffres moyens. En effet, dans une première approximation, nous pouvons supposer que les couples en expérience ont été prélevés au hasard, dans une population homogène illimitée. La fécondité journalière des individus de même âge qui forment cette population oscille entre certaines limites : les chiffres individuels sont distribués autour d'une moyenne qui constitue une des caractéristiques essentielles de la population étudiée. Le calcul de cette moyenne ne pourra être effectué, à partir de petits échantillons, que d'une manière approchée. Et l'on conçoit que, si les fluctuations sont importantes et la série de mesures peu nombreuse, l'approximation obtenue puisse n'être que très grossière.

L'application des méthodes statistiques permet cependant d'utiliser ces chiffres. Si nous cherchons à comparer deux colonnes journalières, prises dans le tableau XXIII,

TABLEAU XXIII

FÉCONDITÉ DE *Rhabditis strongyloides*.
Température : 17° C.

Première génération.

	1er JOUR de ponte.	2e JOUR de ponte.	3e JOUR de ponte.	4e JOUR de ponte.	5e JOUR de ponte.	6e JOUR de ponte.	7e JOUR de ponte.	8e JOUR de ponte.	9e JOUR de ponte.	10e JOUR de ponte.
	6	23	4	13	17	31	14	6	4	23
	1	50	25	24	22	64	54	52	102	78
	7	2	26	33	21	9	»	»	»	»
	6	20	35	17	47	34	44	49	7	0
	8	1	42	37	28	61	52	92	116	»
	2	19	32	25	32	6	17	8	1	»
	3	7	67	54	14	10	»	»	»	»
	1	18	10	13	63	61	60	65	»	»
	15	68	64	»	»	»	»	»	»	»
	13	11	19	23	20	24	8	»	»	»
	15	66	54	51	61	34	12	6	13	11
	10	18	19	25	33	30	6	27	»	»
	8	33	»	»	»	»	»	»	»	»
	11	35	»	»	»	»	»	»	»	»
	14	34	36	23	54	63	50	»	»	»
	20	19	25	43	34	41	26	50	5	12
Total	140	424	458	381	446	468	344	355	277	129
Moyennes	8,75	26,50	32,71	29,31	34,31	36,00	31,27	39,44	39,57	21,50
Moyennes significatives	9	27	32	32	32	32	32	32		

afin de savoir s'il est intervenu, entre ces deux jours, un changement dans les conditions de la fécondité, il nous faudra formuler la question suivante : la différence entre les moyennes tirées de ces deux colonnes peut-elle être due au hasard seul ? La méthode connue sous le nom de *critérium t* (R.-A. Fisher, 1947) permet de comparer les moyennes, en tenant compte de la fluctuation des données dont elles sont tirées ; elle nous fournira donc une réponse à la question posée.

Pour appliquer cette méthode, on compare les deux colonnes terme à terme. On calculera, d'abord, la différence survenue dans la fécondité de chacune des femelles entre les deux jours considérés, ainsi que la différence des moyennes correspondantes. Le problème revient, alors, à savoir si cette différence entre les moyennes s'écarte significativement de zéro.

Soient :

$$x_1,\ x_2 \ldots .\quad x_n$$

les valeurs de chacune des différences individuelles. La moyenne de celles-ci, égale à la différence des moyennes journalières, sera :

$$\bar{x} = \frac{\Sigma\ (x)}{n}.$$

On calcule ensuite les écarts entre chacune des différences et leur moyenne, soit :

$$(x_1 - \bar{x}),\quad (x_2 - \bar{x}) \ldots .\qquad (x_n - \bar{x})\ ;$$

puis la somme des carrés de ces écarts :

$$\Sigma\ (x - \bar{x})^2,$$

et la variance :

$$s^2 = \frac{\Sigma\ (x - \bar{x})^2}{n - 1}.$$

On forme alors le rapport :

$$t = \frac{\bar{x}}{\sqrt{\frac{s^2}{n}}}.$$

La répartition des valeurs de t, pour des séries distribuées autour de zéro, comme moyenne, a été calculée par Fisher : elle nous est donnée dans les tables publiées par cet auteur. Ces tables nous montrent, par exemple, que, dans une série comportant 10 degrés de liberté et distribuée autour de zéro, il y a seulement cinq chances sur cent pour que t soit situé en dehors de l'intervalle $\pm$ 2,228. Si donc, pour une série comportant 10 degrés de liberté, nous trouvons $t > 2{,}228$, il sera hautement probable que cette série n'est pas distribuée autour de zéro comme moyenne.

L'application de ce *critérium* aux chiffres de la fécondité journalière permettra de déterminer si les moyennes entre deux colonnes journalières sont significativement différentes ou non. J'ai admis dans mes calculs, comme seuil de signification, les valeurs de t, correspondant à une probabilité $P = 0{,}05$. Le nombre des degrés de liberté est égal, dans chaque série, au nombre d'animaux de la série, moins un. Le tableau XXIV fournit un exemple de calcul, appliqué à la comparaison des deux premières journées du tableau XXIII. Les résultats de ce calcul montrent que la différence entre les moyennes est hautement significative.

En appliquant ce *critérium* à toutes les colonnes du tableau XXIII, nous pouvons séparer celles entre lesquelles les différences sont significatives. Nous pouvons, au contraire, additionner celles qui ne se différencient pas nettement, de manière à déterminer les moyennes à partir d'un plus grand nombre d'observations. Les résultats de ce calcul sont portés au bas du tableau sous le titre « Moyennes significatives ».

TABLEAU XXIV

Rhabditis strongyloides.

COMPARAISON DES FÉCONDITÉS AU COURS DES DEUX PREMIERS JOURS DE PONTE PAR LA MÉTHODE DU *critérium t.*

1er JOUR de ponte.	2e JOUR de ponte.	DIFFÉRENCES	ÉCARTS avec la moyenne $(x - \bar{x})$.	CARRÉS des écarts $(x - \bar{x})^2$.
6	23	+ 17	— 0,75	0,5625
1	50	+ 49	+ 31,25	976,5625
7	2	— 5	— 22,75	517,5625
6	20	+ 14	+ 3,75	14,0625
8	1	— 7	— 24,75	612,5625
2	19	+ 17	— 0,75	0,5625
3	7	+ 4	— 13,75	189,0625
1	18	+ 17	— 0,75	0,5625
15	68	+ 53	+ 35,25	1 242,5625
13	11	— 2	— 19,75	390,0625
15	66	+ 51	+ 33,25	1 105,5625
10	18	+ 8	+ 9,75	95,0625
8	33	+ 25	+ 7,25	52,5625
11	35	— 24	— 41,75	1 743,0625
14	34	+ 20	+ 2,25	5,0625
29	19	— 10	— 27,25	742,5625
Moyenne du 1er jour.	Moyenne du 2e jour.	Moyenne des différences.		Somme des carrés des écarts.
8,75	26,50	$\bar{x} = + 17,75$		$\Sigma (x - \bar{x})^2 = 7\,689,3$

Variance : $$s^2 = \frac{\Sigma (x - \bar{x})^2}{n - 1} = \frac{7\,688,3}{15} = 512,55,$$

d'où $$t = \frac{\bar{x}}{\sqrt{\frac{s^2}{n}}} = 3,136.$$

Dans la table de FISHER, on trouve, pour $t > 2,2947$, $P < 0,01$.
La différence est donc hautement significative.

La méthode que je viens de décrire permet donc de définir, à partir des fécondités individuelles d'une série de couples, une fécondité journalière moyenne. Celle-ci nous fournirait une bonne mesure de la vitesse de l'ovogenèse si d'autres éléments ne venaient, comme nous l'avons vu, se greffer sur le facteur principal. En comparant les résultats obtenus chez plusieurs espèces, dans des conditions différentes, nous allons essayer

d'éliminer l'influence des facteurs perturbateurs et de définir les circonstances dans lesquelles une mesure précise de l'ovogenèse pourra être effectuée grâce à ce procédé.

2. — Les facteurs de la fécondité.

J'ai examiné les variations de la fécondité chez quatre espèces différentes. Trois d'entre elles sont des espèces gonochoriques : *Rhabditis strongyloides*, *Rhabditis belari* et *Panagrolaimus rigidus*. *Rhabditis elegans*, au contraire, est, comme nous l'avons vu, une espèce hermaphrodite.

J'ai effectué les mesures et calculé les moyennes suivant les méthodes déjà précisées. Cependant les repiquages n'ont souvent été effectués que toutes les quarante-huit heures : afin de faciliter les comparaisons, j'ai donc ramené tous les chiffres, portés dans les tableaux de ce chapitre, à des fécondités observées en quarante-huit heures.

Les variations de la fécondité peuvent se produire sous l'influence de facteurs très divers que nous examinerons successivement.

A. — Importance globale de l'ovogenèse.

Lorsqu'on examine les chiffres obtenus dans l'étude de la fécondité, l'attention est immédiatement retenue par les nombres élevés de descendants qui sont fournis par une seule femelle, dans certaines espèces. Nous verrons plus loin que l'influence de divers facteurs peut faire tomber la fécondité à des chiffres très bas. Mais, dans un grand nombre d'élevages, l'activité de synthèse que représente la ponte d'une femelle est impressionnante, si l'on tient compte des dimensions réduites de l'animal. Ainsi, nous voyons, dans le tableau XXIII, qu'une seule femelle de *Rhabditis strongyloides* peut fournir jusqu'à 472 descendants en dix jours de ponte. En ramenant la forme de chaque œuf à celle d'un cylindre, il est facile de déterminer son volume d'une manière approximative, soit $0^{mm^3},00005$. La descendance obtenue en dix jours suppose donc, au minimum, une formation d'œufs représentant un volume de $0^{mm^3},024$. Le volume de la femelle chez laquelle cette synthèse s'est produite peut être estimé, par le même procédé, à $0^{mm^3},0075$. Ainsi l'ovogenèse est capable de produire, en dix jours, un volume d'œufs plus de trois fois supérieur au volume total de l'animal. Il semble évident que, chez une femelle adulte, la presque totalité du métabolisme doit être absorbée par l'ovogenèse.

B. — Influence de l'age des femelles sur leur fécondité.

Les chiffres que j'ai obtenus montrent que la fécondité journalière n'est pas constante durant toute l'existence d'une femelle : elle évolue avec l'âge de celle-ci d'une manière qui peut être différente suivant l'espèce

et les conditions auxquelles elle est soumise. Un premier examen montre cependant que, dans toutes les espèces étudiées, l'ovogenèse s'opère d'une manière continue : aucune discontinuité systématique ne permet de diviser la ponte en cycles successifs. Les discontinuités individuelles que l'on constate doivent être rapportées à la variabilité ainsi qu'aux imperfections nombreuses qui subsistent dans la réalisation de conditions d'élevage uniformes.

Afin d'analyser les facteurs qui règlent le déroulement du cycle de fécondité, nous examinerons séparément les chiffres fournis durant les premiers jours de la période de reproduction et ceux que l'on observe pendant les jours suivants.

a. Début de la ponte. — Chez deux espèces, *Rhabditis strongyloides* (tableaux XXIX et XXXII) et *Rhabditis elegans* (tableau XXXIII), la fécondité passe par une phase initiale croissante. Chez les deux autres, *Panagrolaimus rigidus* (tableau XXVIII) et *Rhabditis belari* (tableaux XXV et XXX), la fécondité atteint d'emblée son niveau le plus élevé. A quoi tiennent ces différences?

Remarquons, d'abord, que la fécondité observée durant le premier jour de la période de reproduction représente le résultat de l'ovogenèse durant un temps qui n'atteint pas vingt-quatre heures. En effet, la ponte ne commence pas, en général, au moment même où la femelle est isolée, mais quelques heures après. Le chiffre obtenu peut être ainsi inférieur à ceux des jours suivants, sans que cette différence doive être attribuée à une vitesse moins grande de l'ovogenèse. D'autre part, le séjour des œufs fécondés dans le corps de la femelle est de très courte durée chez *Rhabditis belari* et *Panagrolaimus rigidus* : ils en sont souvent expulsés avant même d'avoir effectué leur première division de segmentation. Chez *Rhabditis strongyloides* et *Rhabditis elegans*, par contre, les œufs s'accumulent dans les utérus jusqu'au nombre d'une cinquantaine. Alors que les premiers œufs formés sont pondus à des stades précoces du développement, les suivants séjournent dans les utérus de plus en plus longtemps, jusqu'à des stades très avancés. Il s'introduit ainsi un retard entre la formation des ovocytes dans l'ovaire et leur expulsion par la femelle. L'établissement progressif d'un équilibre détermine, pour une part, l'allure ascendante de la courbe de fécondité. Il suffit, sans doute, pour expliquer la faible différence qui existe entre les fécondités des deuxième et troisième jours. En effet, dans la première génération de *Rhabditis strongyloides*, j'ai obtenu, durant le deuxième jour, une moyenne de 27 descendants et, au cours du troisième jour, une moyenne de 32 descendants, soit une différence qui représente 17 p. 100 de la descendance moyenne. De même, chez *Rhabditis elegans*, la différence ne dépasse pas 11 descendants pour un chiffre moyen de 72, soit environ 16 p. 100 d'écart. Ainsi, par suite de la rétention des œufs dans l'utérus, la ponte que l'on observe durant les premiers jours de la période de reproduction ne peut fournir aucune indication précise sur l'évolution que subit à ce

moment l'ovogenèse chez *Rhabditis strongyloides* et *Rhabditis elegans*. Par contre, aucune difficulté du même ordre ne vient s'opposer à ce que l'on considère, chez *Panagrolaimus rigidus* et *Rhabditis belari*, la fécondité des femelles comme une expression fidèle du débit ovarien dès son commencement.

b. Fin de la ponte. — Dans la première génération de *Rhabditis strongyloides*, nous avons vu qu'à partir du troisième jour de ponte la fécondité moyenne se maintient à un niveau constant, durant au moins cinq jours. Nous pouvons admettre que, pendant cette période stationnaire, la fécondité observée correspond effectivement au débit de l'ovaire ; échelonné sur une durée de plusieurs jours, le nombre des ovocytes qui pénètrent dans l'utérus doit être, en effet, identique à celui des œufs que dépose la femelle. La forte variabilité individuelle que l'on observe parmi les femelles plus âgées et le nombre trop faible des cultures que j'ai menées au delà de dix jours ne m'ont pas permis d'analyser l'évolution ultérieure de la fécondité chez cette espèce.

De même, dans la première génération de *Panagrolaimus rigidus*, ainsi que dans les élevages de *Rhabditis belari* effectués à 13° C., la fécondité paraît se maintenir à une valeur approximativement constante et peut fournir, comme chez *Rhabditis strongyloides*, une indication valable sur la vitesse de l'ovogenèse.

Enfin, chez *Rhabditis elegans*, la fécondité s'annule très rapidement après être passée par un maximum. En même temps, apparaissent dans l'utérus des ovocytes qui dégénèrent. Cette observation confirme celles qui ont déjà été faites par Maupas (1900) et par Honda (1925) chez la même espèce : la descendance des hermaphrodites autoféconds est limitée par le nombre de spermatozoïdes qui sont formés dans l'ovotestis. La fécondité totale fournit ainsi un moyen d'apprécier l'importance de la spermatogenèse initiale chez les hermaphrodites. Par contre, l'absence d'une période de fécondité stationnaire nous interdit de tirer des chiffres obtenus une conclusion précise sur la vitesse de l'ovogenèse.

C. — Influence des facteurs du milieu sur la fécondité.

En élevant les animaux sur des milieux appauvris (milieu purement minéral, par exemple), j'ai observé des fécondités très faibles. Celles-ci sont dues, pour une part seulement, au ralentissement de l'ovogenèse. En effet, j'ai constaté, sur de tels milieux, l'existence d'une mortalité larvaire importante. De plus, les femelles deviennent vivipares : les larves effectuent alors leur croissance aux dépens de la femelle dans laquelle elles vivent, entraînant sa mort à bref délai. Dans ces conditions, l'influence qu'exerce la composition chimique du milieu sur l'ovogenèse semble difficile à dégager d'une manière précise à partir des données que fournit la mesure de la fécondité.

Par contre, l'étude des élevages effectués à différentes températures a fourni des résultats beaucoup plus précis. Chez *Rhabditis elegans*, nous avons vu que l'on ne peut déduire des chiffres de fécondité aucune mesure précise de la vitesse à laquelle s'effectue l'ovogenèse. Cependant, en comparant les maxima de la fécondité journalière moyenne, observés à diverses températures, l'influence accélératrice exercée sur l'ovogenèse par l'élévation de température apparaît nettement. J'ai obtenu, en effet, les chiffres suivants :

A 15° C. maximum de la fécondité journalière moyenne : 78,0
A 17° C. — — — — 110,9
A 21° C. — — — — 138,2

Chez *Rhabditis belari*, j'ai pratiqué trois séries d'élevages à 13°, 22° et 25° C. : les fécondités observées sont groupées dans le tableau XXV.

TABLEAU XXV

Rhabditis belari.

FÉCONDITÉS MOYENNES EN QUARANTE-HUIT HEURES A DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES.

	1er et 2e jours de ponte.	3e et 4e jours de ponte.	5e et 6e jours de ponte.	7e et 8e jours de ponte.	9e et 10e jours de ponte.	TOTAL
Température 13° C. (moyennes de 95 couples).	13	10	12	12	7	54
Température 22° C. (moyennes de 17 couples).	37	16	18	19	6	96
Température 25° C. (moyennes de 29 couples).	55	14	10	8	0	87

Nous voyons que la fécondité journalière présente toujours son maximum dès le premier jour, et qu'elle va ensuite en décroissant. Par contre, le niveau de ce maximum s'élève considérablement, avec la température, passant de 13,1 à 13° C., jusqu'à 55,2 à 25° C. Au contraire, la durée de la période de reproduction décroit depuis un maximum de vingt-quatre jours à 13° C., jusqu'à douze jours à 22° C. et tombe à huit jours à 25° C. La brièveté

de la période de reproduction chez les animaux de cette espèce soumis à une température élevée permet de définir une *fécondité totale moyenne*, qui correspond à une limite supérieure des possibilités ovogénétiques. J'ai trouvé ainsi le chiffre moyen de 87 descendants à 25° C. J'ai obtenu un chiffre un peu plus élevé de 96 descendants, en dix jours, à la température de 22° C. A cette température, la ponte la plus longue dure douze jours : le chiffre de 96 descendants est donc très voisin de la fécondité totale moyenne à 22° C. Ainsi, il semble se produire, entre la vitesse de l'ovogenèse et la durée de la période d'activité de l'ovaire, une sorte de compensation, qui limite la fécondité totale. Notons que, chez les animaux âgés, devenus stériles, l'ovaire contient encore un grand nombre d'ovogonies à des stades divers de la méiose : l'inhibition due au vieillissement des femelles semble porter sur la phase d'accroissement des ovocytes.

D. — Influence des facteurs internes sur la fécondité.

Les facteurs du milieu ne sont évidemment pas les seuls éléments dont dépende la fécondité des *Rhabditis* : certains facteurs internes, de nature génétique ou physiologique, y prennent également une part importante. La comparaison entre les fécondités des différentes espèces ainsi qu'entre celles des générations successives d'une même espèce permet de mettre en évidence certains de ces éléments.

a. Relation entre la vitesse de croissance larvaire et l'ovogenèse. — Si l'on compare la fécondité maximum observée chez plusieurs espèces avec la durée de l'évolution postembryonnaire, on constate une certaine corrélation, comme le montrent les chiffres du tableau XXVI.

TABLEAU XXVI

Comparaison entre les fécondités maxima et les vitesses de croissance larvaire chez différentes espèces (température 17° C.).

	durée de la vie larvaire (de l'œuf à la maturité sexuelle).	fécondité maximum en 48 heures.
Rhabditis elegans	4 jours.	111
— *strongyloides*	8 —	64
— *belari*	11 —	19

Nous y voyons que le classement des espèces dont la croissance est de plus en plus lente correspond à l'ordre des fécondités décroissantes. Le nombre des espèces étudiées est trop faible pour permettre de vérifier une hypothèse quelconque, mais nous pouvons présumer cependant que la croissance générale de l'animal et la vitesse de l'ovogenèse sont contrôlées par certains facteurs communs. Cette relation entre les facteurs de croissance larvaire et ceux dont dépend la vitesse de l'ovogenèse ne revêt certainement pas une forme simple, comme le prouve la comparaison des coefficients de température tels qu'ils apparaissent dans le tableau XXVII.

TABLEAU XXVII

COMPARAISON DES COEFFICIENTS DE TEMPÉRATURE DE LA CROISSANCE LARVAIRE ET DE L'OVOGENÈSE.

	Q_{10} DU MAXIMUM de fécondité journalière.	Q_{10} DE LA VITESSE de croissance larvaire.
Rhabditis belari.....	3,2	2,4
Rhabditis elegans.....	2,6	3

b. INFLUENCE DE L'ÉLEVAGE CONSANGUIN. — L'élevage des différentes espèces que j'ai étudiées a été poursuivi, en lignées rigoureusement consan-

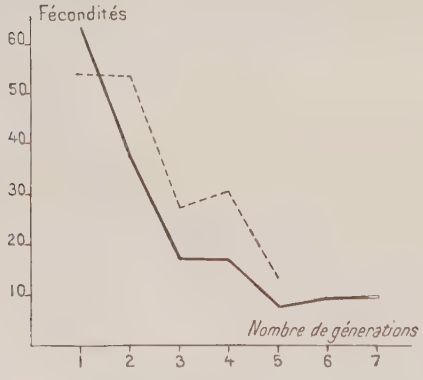


Fig. 11. — *Rhabditis strongyloides.* Évolution du maximum de fécondité en quarante-huit heures, au cours de deux séries de générations consanguines.

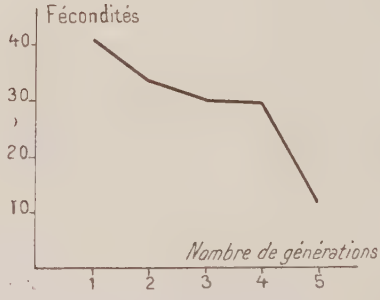


Fig. 12. — *Panagrolaimus rigidus.* Évolution du maximum de fécondité en quarante-huit heures, au cours d'une série de générations consanguines.

guines, par des croisements *frères* × *sœurs*. Dans chaque génération, j'ai prélevé une série d'animaux pour en étudier la fécondité. Les résultats

fournis par ces élevages sont reportés dans les tableaux XXVIII, XXIX, XXX, XXXII et XXXIII. Nous voyons que, chez *Rhabditis strongyloides* et *Panagrolaimus rigidus*, il se produit, d'une génération à l'autre, une chute régulière de la fécondité qui aboutit rapidement à une stérilité importante. C'est ce que montrent très nettement les graphiques des figures 11 et 12, sur lesquels j'ai porté l'évolution subie par le maximum de la fécondité journalière au cours des générations successives. Par contre, chez *Rhabditis belari*, l'élevage consanguin a été poursuivi de décembre 1945 jusqu'en mai 1948, soit durant plus de cent générations, sans qu'un changement notable apparaisse dans la fécondité des femelles. Ainsi, à la température de 13° C., le maximum de fécondité en quarante-huit heures fournit, dans la série des générations étudiées, la suite de chiffres :

[15,4 — 17,1 — 17,9 — 14,7 — 14,3]

TABLEAU XXVIII

Panagrolaimus rigidus.

Fécondités moyennes en quarante-huit heures au cours d'une série de générations consanguines.

	1er et 2e jours de ponte.	3e et 4e jours de ponte.	5e et 6e jours de ponte.	7e et 8e jours de ponte.	9e et 10e jours de ponte.	11e et 12e jours de ponte.
1re génération (moyennes de 8 couples).	28,8	14,4	26	24,6	20,3	41,5
2e génération (moyennes de 5 couples).	33,6	31,2	31	17,6	7,7	17
3e génération (moyennes de 10 couples).	29,6	25,1	20,9	20	11,4	12
4e génération (moyennes de 7 couples).	29,1	13,8	0	30,3	11	0
5e génération (moyennes de 13 couples).	10,3	7,7	1,1	5,9	2,8	3

TABLEAU XXIX

Rhabditis strongyloides.

Fécondités moyennes en quarante-huit heures au cours d'une série de générations consanguines.

Température : 17° C.

	1er et 2e jours de ponte.	3e et 4e jours de ponte.	5e et 6e jours de ponte.	7e et 8e jours de ponte.	9e et 10e jours de ponte.
1re génération (moyennes de 16 couples).	36	64	64	64	64
2e génération (moyennes de 22 couples).	24	38	28	8	
3e génération (moyennes de 33 couples).	10	17	17	6	
4e génération (moyennes de 59 couples).	13	17	17	11	7
5e génération (moyennes de 80 couples).	8	8	8	8	2
6e génération (moyennes de 63 couples).	10	6	6	6	
7e génération (moyennes de 42 couples).	10	10	5	2	

soit une moyenne de 16,2 avec un écart type $s = \pm 1{,}6$. De même chez *Rhabditis elegans*, dont l'autofécondité réalise naturellement une forme parfaite d'élevage consanguin, je n'ai observé aucun signe de stérilité malgré de nombreux élevages poursuivis sans l'intervention des mâles. Il faut distinguer, évidemment, les cas que j'ai décrits dans la seconde partie, où la stérilité a été déterminée par l'action d'une température élevée.

TABLEAU XXX

Rhabditis belari.

FÉCONDITÉS MOYENNES EN QUARANTE-HUIT HEURES AU COURS D'UNE SÉRIE DE GÉNÉRATIONS CONSANGUINES.

Température : 13° C.

	1er et 2e jours de ponte.	3e et 4e jours de ponte.	5e et 6e jours de ponte.	7e et 8e jours de ponte.	8e et 10e jours de ponte.	11e et 12e jours de ponte.	13e et 14e jours de ponte.	15e et 16e jours de ponte.
1re génération (moyennes de 14 couples).	14,36	9,29	9,10	15,43	13,75			
7e génération (moyennes de 26 couples).	17,12	11,60	10,43	7,24	4,38	7,0	4,5	
15e génération (moyennes de 16 couples).	13,00	7,20	17,85	10,63	4,00	4,50	2,80	3,00
16e génération (moyennes de 18 couples).	7,17	6,87	13,44	14,69	10,00	6,00	7,11	4,5
17e génération (moyennes de 11 couples).	10,91	11,78	11,56	10,78	17,71	6,67	13,7	
18e génération (moyennes de 10 couples).	14,30	12,78	7,67	12,40				
Moyennes générales. — Moyennes brutes.	13,12	9,79	12,13	11,12	8,63	5,85	6,75	5,93
Moyennes générales. — Moyennes significatives.	13	10	12	12	7	7	7	7

TABLEAU XXXI

Rhabditis strongyloides.

Fréquences des diverses classes de fécondités individuelles au cours d'une suite de générations consanguines.

Fécondités en 48 heures.	1re et 2e génération.	3e génération.	4e génération.	5e génération.	6e génération.	7e génération.
0-12	10,3	54,8	53	75,6	73,1	70,8
13-24	12,0	17	20,1	14,8	14,3	16,8
25-36	18,9	7,6	11,7	5,6	6,4	7,2
37-48	12,0	9,5	8,5	3,6	1,6	3,6
49-60	10,3	7,6	2,1	0,8	3,2	0
61-72	3,4	1,9	1,1	0,4	1,6	1,2
73-84	10,3	1,9	1,1			
85-96	8,6					
97-108	3,4					
109-120	3,4					
121-132	5,2					
133-144	1,7					

Les données numériques abondantes que j'ai rassemblées en étudiant *Rhabditis strongyloides* (315 couples examinés) permettent d'analyser la baisse de fécondité que l'on observe chez cette espèce. Nous pouvons comparer, en particulier, la distribution des fécondités individuelles dans chacune des générations. Pour qu'une telle comparaison puisse être valable, les chiffres des fécondités, mis en parallèle, devront présenter une signification identique pour chacun des individus examinés. Il m'a semblé que les garanties les plus sûres, à ce point de vue, étaient apportées lorsqu'on compare les fécondités individuelles qui, dans chaque série, correspondent au maximum de la fécondité journalière moyenne. J'ai donc divisé l'échelle des fécondités individuelles observées (de 0 à 144 descendants en quarante-huit heures) en douze classes égales, et j'ai établi, dans chaque série, la fréquence avec laquelle chacune de ces classes est représentée durant la période où la fécondité journalière moyenne est le plus élevée. Le tableau XXXI contient les résultats de ce calcul. Afin de faciliter les comparaisons, le total des fréquences a été ramené au chiffre uniforme de 100 dans chaque génération (ce qui fournit souvent des nombres fractionnaires). Comme les deux premières générations comportent un nombre relativement faible de couples étudiés, je les ai groupées en une seule série.

Nous voyons que, dès la troisième génération, les fécondités les plus élevées ont disparu. En même temps, la fréquence des fécondités les plus faibles (inférieures à 12 descendants en deux jours) s'élève : de nom-

breux animaux sont même entièrement stériles. Seule la fréquence des fécondités comprises entre 13 et 24 se maintient sans grand changement.

L'examen des animaux et des cultures montre que la diminution de fécondité s'exerce par deux voies différentes. D'une part, l'ovogenèse se fait très lentement chez les animaux de la dernière génération. Alors que, chez les femelles de la première génération, les utérus peuvent contenir jusqu'à une cinquantaine d'œufs, on ne voit jamais plus d'une dizaine d'œufs à la fois chez les femelles de la dernière génération. On trouve, d'autre part, dans les cultures, un certain nombre d'œufs qui ne terminent pas leur développement : au fonctionnement ralenti des ovaires s'ajoute donc une mortalité embryonnaire importante.

En même temps que la fécondité journalière diminue, la courbe qui exprime ses variations en fonction de l'âge des femelles change d'aspect. Dans les élevages de la première génération, nous avons constaté l'existence d'un plateau sur cette courbe. Dès la deuxième génération, on voit apparaître un maximum durant les troisième et quatrième jours de la période de reproduction, suivi d'une période de fécondité décroissante. Par la suite, ce maximum tend à se déplacer vers les deux premiers jours. Si l'on calcule, dans chaque génération, la différence entre la fécondité moyenne des deux premiers jours et celle des deux jours suivants, on obtient la série suivante :

1re génération.....	Accroissement =	+ 26
2e —	—	+ 14
3e —	—	+ 7
4e —	—	+ 4
5e —	—	0
6e —	—	— 4
7e —	—	0

Ainsi la pente de la courbe de fécondité à son début diminue peu à peu, jusqu'à devenir négative. Ce déplacement continu du maximum est sans doute l'expression d'un raccourcissement dans la période de fécondité.

Afin de vérifier les chiffres fournis par cette première expérience, je l'ai répétée de la manière suivante. Pendant qu'étaient réalisés les élevages en lignée consanguine, dont les résultats viennent d'être exposés, j'avais conservé des animaux appartenant à la même souche, dans des conditions différentes. Élevés sur milieu gélosé, dans une boîte de Petri, ils s'y reproduisaient librement. La composition du milieu était la même que dans les élevages de couples isolés, mais les croisements pouvaient s'effectuer au hasard. Après six mois d'élevage en masse, j'ai repris des animaux dans ces cultures, et je les ai, à leur tour, élevés en lignée consanguine durant cinq générations, les conditions d'élevage étant les mêmes que dans l'expérience précédente. Seule la température est légèrement inférieure : 14° C. au lieu de 17° C. Le tableau XXXII contient les chiffres de fécondité obtenus.

TABLEAU XXXII.

Rhabditis strongyloides (deuxième expérience).

FÉCONDITÉS MOYENNES EN QUARANTE-HUIT HEURES AU COURS D'UNE SÉRIE DE GÉNÉRATIONS CONSANGUINES.

Température : 14° C.

	1er ET 2e jours de ponte.	3e ET 4e jours de ponte.	5e ET 6e jours de ponte.	7e ET 8e jours de ponte.
1re génération (moyennes de 19 couples).	45	54	54	54
2e génération (moyennes de 17 couples).	32	54	38	
3e génération (moyennes de 20 couples).	6	28	28	28
4e génération (moyennes de 9 couples).	14	31	31	31
5e génération (moyennes de 9 couples).	13	14	14	14

La fécondité de la première génération est un peu inférieure à celle qu'avait donnée la génération correspondante dans la première expérience : la petite différence entre les températures suffit sans doute à expliquer cette diminution. Dans les générations suivantes, apparaît la réduction de fécondité que nous avons déjà constatée. J'ai porté, en pointillé, sur la figure 11, l'évolution du maximum de fécondité journalière : il fournit des nombres très voisins de ceux que nous avons observés dans la première expérience. Comme dans cette dernière, les fécondités importantes disparaissent au bénéfice des fécondités les plus faibles. Il faut remarquer, cependant, qu'il n'est apparu, cette fois, qu'un petit nombre de femelles entièrement stériles et que, d'autre part, la fécondité des femelles passe par une période stationnaire lorsqu'elles vieillissent. Dans cette seconde expérience, comme dans la première, la différence entre les fécondités des premiers groupes de deux jours diminue d'une génération à l'autre. On trouve, en effet, la série suivante :

Pour la	1re génération	+ 9
—	2e —	+ 22
—	3e —	+ 20
—	4e —	+ 13
—	5e —	— 1

Ainsi, l'élevage en lignée consanguine a conduit, dans deux expériences différentes, à une baisse analogue de la fécondité des femelles. Par contre, six mois d'élevage sur le même milieu, sans contrôle de la consanguinité, n'ont déterminé aucun changement du même ordre. A quelles causes faut-il attribuer ces différences dans l'évolution de la fécondité ? Deux hypothèses sont possibles. La stérilité a pu être causée par une déficience dans la composition du milieu d'élevage, qui ne manifesterait son action que d'une manière très progressive. Elle peut être due également à une modification d'ordre génétique liée à la consanguinité.

Les résultats fournis par les différentes espèces me conduisent à écarter l'hypothèse d'une déficience alimentaire. En effet, l'élevage prolongé n'a pas suffi à réduire la fécondité chez *Rhabditis strongyloides*. D'autre part, chez *Rhabditis belari* comme chez *Rhabditis elegans*, aucune variation ne peut être observée dans la fécondité moyenne : faut-il admettre alors que les besoins alimentaires de ces deux dernières espèces sont différents de ceux qui existent chez *Rhabditis strongyloides* ou *Panagrolaimus rigidus* ? Bien que cette hypothèse ne puisse être écartée *a priori*, les résultats obtenus paraissent concorder plus simplement si l'on admet que la baisse de fécondité est due à une modification génétique. On peut supposer, en effet, que la fécondité d'une femelle dépend d'un certain nombre de gènes dont la répartition est modifiée par les croisements consanguins. Les souches initiales de *Rhabditis strongyloides* et *Panagrolaimus rigidus* posséderaient une constitution génétique hétérozygote pour certains facteurs qui, à l'état homozygote, réduisent l'activité de l'ovogenèse. L'élevage en lignée consanguine a pu déterminer une évolution vers l'homozygotie, d'où manifestation de l'influence exercée par les gènes stérilisants. Par contre, de tels facteurs seraient absents chez *Rhabditis belari* et *Rhabditis elegans*.

E. — Conclusion.

Chez les *Rhabditis*, l'examen de la fécondité constitue, pour l'analyse de l'ovogenèse, une méthode dont l'utilité paraît incontestable. Dans certains cas, elle peut fournir, en effet, un moyen commode de mesurer la vitesse à laquelle se forment les ovocytes. D'autre part, les variations qu'elle subit, sous l'influence de divers facteurs, doivent être, en partie, rapportées au fonctionnement de l'ovaire, sur lequel elles nous apportent une information précieuse.

a. La vitesse de l'ovogenèse. — Chez certaines espèces, la mesure de la fécondité fournit, durant toute la période de reproduction des

femelles, une indication précise sur la rapidité avec laquelle s'effectue l'ovogenèse. C'est le cas de *Rhabditis belari* et *Panagrolaimus rigidus*. Chez d'autres espèces, par contre, un chiffre valable ne peut être obtenu qu'à des moments déterminés : en dehors de ces circonstances privilégiées, l'interaction de plusieurs facteurs rend l'analyse aléatoire. Ainsi, chez *Rhabditis strongyloides*, les conditions voulues sont réalisées uniquement durant la période stationnaire de la fécondité. L'absence d'une telle période stationnaire chez *Rhabditis elegans* interdit toute mesure absolue : il semble possible, cependant, d'effectuer chez cette espèce des mesures comparatives.

b. Les facteurs de l'ovogenèse. — Dès à présent, les résultats apportés par l'étude de la fécondité ont permis de mettre en évidence la dépendance de l'ovogenèse vis-à-vis de certains facteurs. Nous avons vu ainsi que la formation des ovocytes est accélérée par une élévation de température, qu'elle est au contraire ralentie par certaines déficiences alimentaires. Nous avons trouvé, d'autre part, une corrélation entre la vitesse de croissance larvaire et l'activité de l'ovogenèse. Celle-ci est donc sous la dépendance de tous les facteurs qui gouvernent l'intensité du métabolisme de croissance chez cet animal. C'est là une observation banale, mais dont l'intérêt apparaît lorsque l'on considère que, chez *Rhabditis strongyloides* et *Rhabditis elegans* en particulier, le métabolisme de la femelle adulte est absorbé d'une manière presque exclusive par l'ovogenèse. Ainsi, en étudiant la physiologie de cet animal, nous pouvons espérer atteindre commodément le métabolisme de l'ovocyte.

L'étude des élevages consanguins nous a permis de déceler la présence de facteurs génétiques qui gouvernent le fonctionnement ovarien. Le dénombrement de ces facteurs, l'analyse de leur activité offrent un champ très vaste pour les investigations futures.

L'existence, chez certaines espèces, d'une période de reproduction brève permet d'étudier les facteurs qui déterminent l'arrêt de la fécondité. Chez les hermaphrodites de *Rhabditis elegans*, celle-ci est limitée avant tout par le stock initial de spermatozoïdes : l'examen de la fécondité totale offre alors un moyen commode pour mesurer la spermatogenèse. Par contre, chez *Rhabditis belari*, c'est l'arrêt de l'ovogenèse qui détermine la fin de la période de reproduction. Cet arrêt de l'ovogenèse traduirait-il l'intervention d'un facteur de nature hormonale ? L'existence d'une compensation entre la vitesse de l'ovogenèse et sa durée, lorsqu'on élève la température de l'élevage, m'incline à chercher plutôt dans la structure de l'ovaire lui-même l'origine de cette limitation.

En résumé, l'étude de la fécondité m'a conduit à élaborer une méthode qui permet de réaliser une analyse fructueuse des conditions du fonctionnement ovarien. L'application de cette méthode a, jusqu'à présent, découvert plus de problèmes qu'elle n'a permis d'en résoudre. Conjuguée avec l'examen de la distribution des stades dans l'ovaire, elle paraît offrir le moyen de réaliser l'étude cinématique de l'ovogenèse.

III. — LA SPERMATOGENÈSE DES HERMAPHRODITES CHEZ *RHABDITIS ELEGANS*.

Nous avons vu précédemment que la fécondité totale est limitée, chez les hermaphrodites de *Rhabditis elegans*, par le nombre de spermatozoïdes qu'ils possèdent. L'étude de la fécondité totale permet donc d'obtenir certaines informations sur la spermatogenèse initiale chez ces animaux.

Trois séries d'élevage, dont les résultats sont consignés dans le tableau XXXIII, ont été effectuées, dans les conditions habituelles, à trois températures différentes. J'ai observé pour la fécondité totale moyenne les chiffres suivants :

A 15° C., 106 hermaphrodites donnent en moyenne une fécondité totale de 264,7 descendants.
A 17° C., 44 hermaphrodites donnent en moyenne une fécondité totale de 254,0 descendants.
A 21° C., 111 hermaphrodites donnent en moyenne une fécondité totale de 268,7 descendants.

L'élévation de la température, restant dans des limites qui ne déterminent aucune altération de la gamétogenèse, n'a donc pas entraîné de modification significative dans la fécondité.

Dans une autre expérience, j'ai élevé *Rhabditis elegans* sur un milieu usé qui avait déjà porté des animaux de cette espèce. Le milieu a été régénéré suivant le procédé utilisé dans les expériences analogues qui portaient sur *Rhabditis belari*. Les hermaphrodites y ont été élevés depuis l'œuf jusqu'à leur premier jour de ponte inclus ; ils ont été ensuite transportés sur le milieu d'élevage habituel. De cette manière, la spermatogenèse se déroule entièrement lorsque l'animal se trouve sur le milieu usé, tandis que la plus grande partie de la ponte s'effectue sur le milieu habituel. Trente-huit cultures, réalisées suivant cette méthode, m'ont fourni au total 9 987 descendants, soit une moyenne de 262,8 descendants par hermaphrodite. Ainsi la modification du milieu n'a pas eu, sur la spermatogenèse initiale, une action plus grande que les différences de température que j'avais essayées précédemment.

De l'ensemble de ces expériences, nous pouvons conclure que, malgré certaines fluctuations, la moyenne autour de laquelle oscille le nombre de spermatozoïdes d'un hermaphrodite reste très constante. L'étude des variations individuelles de la fécondité confirme cette manière de voir. L'analyse de la variabilité s'effectue de la manière la plus simple en construisant le polygone de fréquence des fécondités individuelles. Pour cela, j'ai divisé l'échelle des fécondités observées (de 0 à 480 descendants par hermaphrodite) en douze classes égales. J'ai établi ensuite, parmi l'ensemble des résultats obtenus aux diverses températures et sur le milieu usé, les fréquences respectives de chacune de ces classes. Les résultats de ce calcul sont portés dans les deux premières colonnes du tableau

TABLEAU XXXIII

Rhabditis elegans.

Fécondités moyennes en vingt-quatre heures au cours d'une série de générations successives.

Température : 15° C.

	1er jour de ponte.	2e jour de ponte.	3e jour de ponte.	4e jour de ponte.	5e jour de ponte.	6e jour de ponte.	7e jour de ponte.	total de la ponte.
1re génération (moyennes de 18 hermaphrodites).	35,8	60,4	61,2	28,5	9,3	3,4	1,1	199,7
2e génération (moyennes de 8 hermaphrodites).	55,5	96,9	69,5	41,3	11,8	5,4	1,7	279,6
3e génération (moyennes de 25 hermaphrodites).	31,8	70,2	78,5	53,0	15,8	7,6	2,9	259,7
4e génération (moyennes de 36 hermaphrodites).	19,4	58,9	77,7	63,3	28,3	12,5	6,2	266,2
5e génération (moyennes de 19 hermaphrodites).	43,7	70,0	97,6	70,8	33,6	6,9	1,4	324,1
Moyenne générale....	32,3	66,8	78,0	54,6	21,7	8,3	3,5	264,7
Température : 17° C.								
Moyennes de 44 hermaphrodites.		2,3	69,0	110,9	57,6	13,4	0,6	254,0

TABLEAU XXXIII (*suite*)

Température : 21° C.

	1er JOUR de ponte.	2e JOUR de ponte.	3e JOUR de ponte.	4e JOUR de ponte.	TOTAL de la ponte.
1re génération (moyennes de 10 hermaphrodites).	64,4	106,1	16,1		186,6
2e génération (moyennes de 7 hermaphrodites).	13,9	182,1	8,9		204,9
3e génération (moyennes de 8 hermaphrodites).	117,3	120,3	77	0	314,6
4e génération (moyennes de 10 hermaphrodites).	33,8	101,0	57,4	13,1	205,3
5e génération (moyennes de 4 hermaphrodites).	60	133,8	68	2,3	264,1
6e génération (moyennes de 9 hermaphrodites).	54,2	124,4	18,9	0,6	198,1
7e génération (moyennes de 22 hermaphrodites).	31,8	108,2	146,8	14,2	301,0
8e génération (moyennes de 6 hermaphrodites).	65	127,8	24		216,8
9e génération (moyennes de 25 hermaphrodites).	56,2	176,1	84	4,3	320,6
10e génération (moyennes de 10 hermaphrodites).	33,7	181,1	75,1	1,3	291,2
Moyennes générales.	50,3	138,2	73,3	6,9	268,7

XXXIV, et le polygone de la figure 14 en constitue l'expression graphique. Si l'on excepte les fécondités inférieures à 120, la répartition des fréquences semble se faire suivant une forme voisine d'une distribution normale, sans qu'aucune discontinuité significative puisse être décelée.

TABLEAU XXXIV

Rhabditis elegans.

Fréquence des diverses classes de fécondité.

CLASSES de fécondité.	FRÉQUENCES observées.	(ÉCARTS MOYENS) × fréquences.	(ÉCARTS MOYENS)² × fréquences.
0 à 40	5		
41 à 80	8		
81 à 120	9		
	Total.. 22		
121 à 160	15	2 400	384 000
161 à 200	22	2 640	316 800
201 à 240	46	3 680	294 400
241 à 280	52	2 080	83 200
281 à 320	56	— 10 800	
321 à 360	45	1 800	72 000
361 à 400	26	2 080	166 400
401 à 440	4	480	57 600
441 à 480	1	160	25 000
Total	267	4 520	1 400 000

Moyenne de travail : 300.
Différence : 4 520 — 10 800 = — 6 280.
Correction de la moyenne : $\frac{-6\,280}{267} = -23{,}5$.
Moyenne corrigée : 300 — 23,5 = 276,5.
Correction due à la moyenne 23,5 × 6 280 = 147 580.
Total corrigé des (écarts)² × fréquences = 1 400 000 — 147 580 = 1 252 420.
Variance : $= \frac{1\,252\,420}{266} = 4\,708{,}35$.
Ajustement de Sheppard : 0,0833 × 40 = 3,33.
Variance ajustée 4 708,35 — 3,33 = 4 705,02.
Écart-type $s = \sqrt{4\,705{,}02} = 68{,}6$.

Afin de vérifier cette hypothèse, j'ai essayé d'ajuster une distribution normale au polygone des fréquences observées. J'ai calculé, d'abord, deux coefficients statistiques de la distribution observée, la moyenne et

l'écart type. Le tableau XXXIV contient le détail de ce calcul, réalisé sur la population groupée, suivant une méthode classique. On trouve ainsi, en ne tenant pas compte des fécondités inférieures à 120, une moyenne de 276,5 descendants par hermaphrodite avec un écart type :

$$s = \pm 68{,}6.$$

Nous pouvons désormais calculer la distribution normale dont les moments correspondent à ceux de la distribution observée. Pour cela, nous exprimerons d'abord l'écart des diverses classes avec la moyenne en fonction de l'écart type :

$$X = \frac{x - \bar{x}}{s}.$$

La distribution normale étant connue en fonction de la moyenne et de l'écart type et fournie dans des tables, il est facile ensuite de déterminer les points successifs de la courbe théorique. J'en ai reporté le calcul dans le tableau XXXV.

TABLEAU XXXV

Rhabditis elegans.

Calcul d'une distribution normale ajustée sur la distribution observée du tableau XXIV.

LIMITES des classes de fécondité.	ÉCARTS avec la moyenne en fonction de l'écart type.	P (> x)	DIFFÉRENCES	DISTRIBUTION calculée = différence × 267.
0	— 4,03	1		
41	— 3,43	0,9997	0,0003	0,1
81	— 2,85	0,9978	0,0021	0,6
121	— 2,27	0,9884	0,0094	2,5
161	— 1,68	0,9535	0,0349	9,3
201	— 1,10	0,8643	0,0892	23,8
241	— 0,52	0,6985	0,1658	44,3
281	+ 0,07	0,4721	0,2264	60,4
321	+ 0,65	0,2578	0,2143	57,2
361	+ 1,23	0,1093	0,1485	39,6
401	+ 1,81	0,0351	0,0742	19,8
441	+ 2,40	0,0082	0,0269	7,2
481	+ 2,98	0,0014	0,0068	1,8

J'ai inscrit sur la figure 13, en même temps que les fréquences observées, la traduction graphique de la distribution calculée. L'examen de cette figure montre déjà une concordance qui semble satisfaisante entre l'observation et l'hypothèse. On peut apprécier cette concordance, d'une manière plus rigoureuse, en utilisant le critérium de χ^2. Si, dans une classe donnée, m est la fréquence calculée et $(m + x)$ la fréquence observée, la valeur de χ^2 sera donnée par la formule :

$$\chi^2 = \frac{\Sigma\,(x^2)}{m}.$$

Cette valeur dépend, évidemment, de l'accord entre l'observation et l'hypothèse ; on voit immédiatement qu'elle sera d'autant plus faible que les écarts seront plus réduits. La valeur de χ^2 dépend aussi du nombre de degrés de liberté. Comme dans le cas de t, la distribution théorique de χ^2 est connue et a été publiée sous forme de tables. Ces tables indiquent, pour un certain nombre de degrés de liberté, la probabilité pour que χ^2 soit supérieur à une valeur donnée. On admet, généralement, que, si sa valeur correspond à une probabilité inférieure à 0,05, l'accord n'est pas satisfaisant entre les distributions que l'on compare.

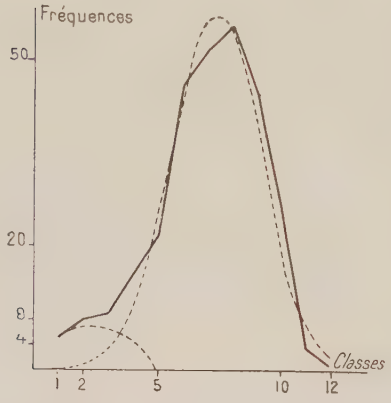


Fig. 13. — Distribution des hermaphrodites de *Rhabditis elegans* suivant des classes de fécondité croissante. La courbe en pointillé représente une distribution calculée.

J'ai calculé la valeur de χ^2 qui correspond à la comparaison des distributions observée et calculée. Le détail de ce calcul est porté dans le tableau XXXVI. Nous aboutissons à une probabilité supérieure à 0,5. Ainsi il n'existe pas de désaccord significatif entre ces deux distributions.

TABLEAU XXXVI

Rhabditis elegans.

COMPARAISON DES DISTRIBUTIONS OBSERVÉE ET CALCULÉE PAR LE CRITÉRIUM χ^2.

CLASSES de fécondité.	DISTRIBUTION calculée.	DISTRIBUTION observée $m + x$.	ÉCARTS $= x$.	x^2.	$\frac{x^2}{m}$.
161 à 200	23,8	22	— 1,8	3,24	0,14
201 à 240	44,3	46	+ 1,7	2,89	0,07
241 à 280	60,4	52	— 8,4	70,56	1,17
281 à 320	57,2	56	— 1,2	1,44	0,03
321 à 360	39,6	45	+ 5,6	31,36	0,79
361 à 480	28,8	31	+ 2,2	4,84	0,17
					$\chi^2 = 2{,}37$
				d'où	$n = 3$
					P # 0,5

La fécondité des hermaphrodites peut donc être considérée comme répartie au hasard autour de 276 descendants par animal. Les différences de température et de milieu n'ont pu introduire aucune hétérogénéité dans cette distribution. On trouve, cependant, un certain nombre d'animaux (moins de 10 p. 100 du nombre total) dont la fécondité est plus faible et qui ne peuvent se répartir sur une distribution normale. Cette fraction comprend pratiquement tous les hermaphrodites qui fournissent moins de 120 descendants : on la retrouve, quelles que soient les conditions dans lesquelles est réalisé l'élevage. J'ai tracé, par différence, sur la figure 13, la distribution de cette population peu féconde. Plusieurs hypothèses permettent d'expliquer sa présence : elle peut être due, en effet, soit à une ovogenèse insuffisante, soit à un défaut de spermatozoïdes, soit encore à une forte mortalité embryonnaire. Il m'est impossible, dans l'état actuel de mes expériences, de choisir entre ces hypothèses. On pourra cependant se demander si la présence de ces hermaphrodites peu fertiles ne traduit pas l'existence d'anomalies héréditaires analogues à celles par lesquelles nous avons pu expliquer la stérilité de certains mâles.

Afin de contrôler, par une autre méthode, les résultats apportés par l'étude de la fécondité, j'ai essayé de dénombrer directement, sur des préparations, le nombre de spermatozoïdes qui sont formés dans l'ovotestis. Je n'ai effectué ce dénombrement que dans l'ovotestis antérieur : il est presque impossible, en effet, d'obtenir, sur un même hermaphrodite, les deux gonades intactes. Deux séries de préparations m'ont fourni les chiffres suivants.

Première série, animaux élevés à 21° C. :

196 - 126 - 217 - 170 - 198 - 145 - 173 - 140 - 191 - 208 - 190 - 197 - 208 - 181 - 181.

Soit une moyenne de 181,4 avec un écart-type $s = \pm 25{,}7$.

Deuxième série, animaux élevés à 13° C. :

162 - 225 - 287 - 190 - 185 - 218 - 234 - 165 - 194 - 148 - 198 - 168 - 151 - 168 - 181.

Moyenne : 191,6. Écart-type $s = \pm 35{,}7$.

Les résultats de ces deux séries concordent entre eux, bien que les animaux aient été élevés à des températures différentes : ils confirment donc les conclusions auxquelles nous a amené l'étude de la fécondité. Remarquons cependant que, si l'on admet la formation d'un même nombre de spermatozoïdes dans chacun des deux ovotestis, on aboutit à un chiffre moyen de l'ordre de 370 spermatozoïdes par hermaphrodite, soit environ 90 de plus que le nombre moyen de descendants que l'on obtient. Il faut donc admettre soit que le nombre de spermatozoïdes fournis est plus faible dans l'ovotestis postérieur, soit que la différence est due à la mortalité ou à la présence de spermatozoïdes inactifs ou égarés.

L'indifférence que manifeste la spermatogenèse initiale vis-à-vis des

facteurs du milieu nous conduit à quelques conclusions fort intéressantes. En effet, le passage de la spermatogenèse à l'ovogenèse apparaît, chez les hermaphrodites de *Rhabditis elegans*, comme un exemple typique de « point de virage » dans la différenciation sexuelle. D'après la théorie de Goldschmidt, ce virage serait déterminé par un renversement de l'équilibre entre une réaction masculinisante, prépondérante au moment de l'entrée en activité de l'ovotestis, et une réaction féminisante qui l'emporterait par la suite : l'action des réalisateurs sexuels se manifesterait successivement dans le temps. Dans le cadre d'une telle théorie, l'indifférence de la spermatogenèse vis-à-vis de la température en particulier nous obligerait à admettre que les deux groupes de réactions, masculinisante et féminisante, d'une part, la vitesse de la gamétogenèse d'autre part, sont influencées dans des proportions *rigoureusement identiques* par les modifications apportées aux conditions d'élevage. Une telle concordance semble *a priori* peu vraisemblable. Il paraît au contraire plus facile d'expliquer les faits observés, si l'on se place dans le cadre de la théorie énoncée par Bridges (1932) et Baltzer (1937), d'une action simultanée exercée par des facteurs génétiques de sens opposés. Parlant des « points de virage » dans la différenciation sexuelle, Baltzer écrit : « Sie können dadurch zustande kommen, dass bei einem dauernd wirkenden Factorengleichglewicht dieselben Organe oder verschiedene Bezirke eines Organs selektiv, für den einen Faktor früher, für den andern später, reaktionsbereit werden. » Cette hypothèse semble fournir pour l'explication de la différenciation des gamètes chez les *Rhabditis* hermaphrodites une base plus solide que ne peut le faire la théorie de Goldschmidt.

IV. — CONCLUSIONS DE LA TROISIÈME PARTIE

Les observations que j'ai pu faire sur la différenciation des caractères sexuels chez les *Rhabditis* restent encore très partielles. Leur intérêt principal réside bien souvent dans les problèmes qu'elles soulèvent ou dans les méthodes générales qu'elles m'ont obligé à élaborer. Dès à présent, cependant, un certain nombre de conclusions apparaissent.

1. — Les phases de la différenciation sexuelle.

L'examen de la morphogenèse sexuelle dans ses diverses manifestations montre clairement que celle-ci se subdivise en plusieurs processus disposant d'une certaine indépendance réciproque.

1° Durant une première phase, qui se termine à la quatrième et dernière mue larvaire, l'appareil génital se constitue : parois des gonades, voies efférentes, appareil copulateur.

2° Dans un second stade, les cellules germinales se multiplient et s'engagent dans les préliminaires de la méiose. La délimitation chronologique de cette seconde phase est beaucoup moins précise que celle de la pre-

mière : en effet, la multiplication des gonocytes commence à un moment qui n'a pu être déterminé avec précision, et elle se poursuit chez l'animal adulte. Il a été impossible de discerner dans ces cellules une différenciation sexuelle quelconque.

3° Enfin, dans une troisième phase, s'effectue la différenciation des gamètes. Ce processus se distingue particulièrement durant l'ovogenèse, où leur croissance considérable permet de reconnaître immédiatement les ovocytes en cours d'évolution. Dans la spermatogenèse, au contraire, il est impossible de séparer une telle phase autrement que d'une manière comparative, aucune observation n'ayant permis de déceler une discontinuité apparente dans l'évolution de la lignée germinale mâle.

2. — La structure de l'ovaire.

Les premières observations effectuées sur la distribution, dans l'ovaire, des stades successifs de la différenciation des gamètes nous permettent de distinguer dans celui-ci deux zones principales : dans le germigène se déroulent les processus qui correspondent, dans la classification que nous venons d'établir, au deuxième stade de la différenciation sexuelle ; dans le vitellogène s'effectuent l'accroissement des ovocytes et les processus groupés dans la troisième phase. L'indépendance réciproque de ces deux phases et leur répartition dans des zones séparées de la gonade nous obligent à reconnaître dans celle-ci la présence d'une véritable structure.

L'existence, chez *Rhabditis belari*, d'un débit maximum de l'ovaire, d'une part, la stabilité du nombre de spermatozoïdes formés dans l'ovotestis de *Rhabditis elegans*, d'autre part, m'ont conduit à penser que ces limites du fonctionnement ovarien pouvaient être fixées grâce à une propriété intrinsèque de l'ovaire : celle-ci serait-elle en relation avec la structure de la gonade ? En admettant cette hypothèse, nous serions conduit à expliquer la différenciation des gamètes chez les *Rhabditis* hermaphrodites suivant un mode analogue à celui découvert par Legrand et Vandel (1948) chez des Oniscoïdes hermaphrodites. En mettant ainsi l'accent sur les propriétés des gonocytes, qui peuvent varier suivant les stades auxquels est parvenue l'évolution de la gonade, nous nous plaçons entièrement dans le cadre de l'hypothèse de Baltzer, qui admet une action simultanée des réalisateurs sexuels.

3. — Les processus automictiques dans l'évolution.

Chez *Rhabditis strongyloides* et *Panagrolaimus rigidus*, l'élevage en lignées strictement consanguines conduit à une réduction de la fécondité, due en particulier à une diminution dans l'activité initiale de l'ovogenèse et à une intervention précoce du processus de vieillissement. Les modifications que subit, d'une génération à l'autre, l'activité de l'ovogenèse ne peuvent être rapportées qu'à des changements dans la constitution génétique des individus. J'ai été amené ainsi à supposer l'existence, dans

les souches initiales que j'ai utilisées, de facteurs génétiques susceptibles d'inhiber l'accroissement des ovocytes. Les animaux, initialement hétérozygotes pour de tels gènes, deviendraient progressivement homozygotes à la suite des croisements consanguins, ce qui entraînerait une chute régulière de la fécondité. Ces conclusions s'apparentent à celles auxquelles ont conduit des études analogues poursuivies sur d'autres espèces animales. En effet, la plupart des auteurs qui ont étudié l'action des croisements consanguins sur la fécondité de la Drosophile et du Rat (Castle et al., 1906 ; Hyde, 1914 ; King, 1918) s'accordent pour admettre que la consanguinité ne peut être rendue, en elle-même, responsable des diminutions de fécondité que l'on observe dans certains cas. Les croisements consanguins permettent, par contre, la manifestation de propriétés latentes grâce à certaines combinaisons de gènes dont ils favorisent l'apparition. Parmi les facteurs qui ont déterminé, dans ces divers cas, des diminutions de fécondité, un certain nombre sont liés à des malformations, d'origine héréditaire, dans la structure des conduits génitaux. Cependant Hyde a observé chez la Drosophile certaines variations dans la fécondité qu'il ne peut attribuer qu'à des différences dans le déroulement de l'ovogenèse : ces constatations l'ont amené à supposer, comme je l'ai fait, l'existence de gènes qui gouvernent l'activité plus ou moins grande de l'ovogenèse.

Dans la plupart des cas, chez *Rhabditis belari* et *Rhabditis elegans*, toute la garniture chromosomique d'un œuf provient d'un même animal : on peut donc assimiler les conditions de la reproduction chez ces deux espèces, même dans les conditions naturelles, à celles d'un élevage en lignée consanguine. Or l'élevage prolongé n'y introduit aucun changement dans la fécondité des femelles. Il faut donc admettre que les gènes de stérilité sont absents. On pourra penser que la sélection naturelle a conduit à leur élimination rapide. En effet, l'existence de stades synaptiques et l'élimination de globules polaires, même dans une espèce gynogénétique comme *Rhabditis belari*, permettent à la ségrégation de s'accomplir. Dans ces conditions, si l'on part d'une femelle parthénogénétique ou d'un hermaphrodite autofécond, hétérozygotes pour un certain nombre de caractères, on peut s'attendre à ce que, après un petit nombre de générations, ils soient devenus homozygotes. La présence de gènes défavorables, dont l'action se trouve alors démasquée, conduit à l'élimination des individus qui les portent. D'une manière analogue, l'apparition d'une mutation favorable pourra s'extérioriser beaucoup plus rapidement dans une population d'animaux à reproduction automictique que dans une espèce amphimixique. Dans cette hypothèse, l'autofécondation et la parthénogenèse apparaîtraient comme des conditions capables de renforcer dans une population l'emprise de la sélection naturelle sur le génotype. Peut-être ce facteur a-t-il joué un rôle dans l'extension des races parthénogénétiques de certaines espèces, plus largement répandues que les races bisexuées, comme il ressort des études faites, en particulier, sur la répartition géographique de *Trichoniscus elisabethæ* (Vandel, 1940), *Solenobia triquetrella* (Seiler, 1946), *Otiorhynchus dubius* (Suomalainen, 1947).

SUMMARY

The present work deals with the cytological and experimental study of gametogenesis and sex determination in 5 species of free-living nematodes.

1° The cultural method used involves the breeding of sexually mature individuals isolated on a standard, non-sterile medium, which is frequently renewed. Cytological study has been carried out on animals previously isolated and studied alive.

2° The culture of two gonochoric species, *Rhabditis strongyloides* and *Panagrolaimus rigidus*, has given average figures of 47.7 and 52.4 % males respectively.

3° Cytological study of *Rhabditis strongyloides* has shown the presence of 22 chromosomes in the female, whereas the male has only 21. In *Panagrolaimus rigidus* males and females possess 8 chromosomes, among which it is impossible to recognise sex-chromosomes.

4° The culture of two species of self-fertilizing hermaphrodites, *Rhabditis dolichura* and *Rhabditis elegans*, when carried on at a temperature lower than 22° C., produces but one male for 500 hermaphrodites. However a single strain of *Rhabditis dolichura* on one occasion, produced up to 19 % males, but quickly reverted to normal. On the other hand, the crossing of males and hermaphrodites regularly has given 26 to 30 % males.

5° In hermaphoditic individuals cytological study, has shown the presence of 12 chromosomes in spermatogenesis as well as in oögenesis. Males on the contrary have only 11. In hermaphrodites, the heterochromosomes are generally unrecognisable; in some cases however, they may be seen dividing later than the autosomes. During spermatogenesis in males the autosomes are always reduced during the first maturation division. The heterochromosome, on the contrary, can divide either during the first or the second division.

6° The culture of *Rhabditis elegans* at temperatures between 23° C. and 25° C. brings about the appearance of anomalies in meiosis, which lead to the formation of polysomic individuals in the following generation. Two of these, have been found to have an hermaphroditic gonad. Analysis of the results observed leads one to the assumption of the presence of feminizing factors (F) in heterochromosomes, and masculinizing factors (M) in autosomes and, perhaps, of an additionnal masculinizing factor in the cytoplasm.

7° A pseudogamous species, *Rhabditis belari*, is characterized by a proportion of males that decreases as the females grow older. By increasing the temperature, or by growth on a medium already used, a quicker, irreversible fall in the proportion of males is effected. One can extract from the medium on which these species have been cultured a substance that causes an additional decrease in the proportion of males produced by females submitted to its action.

8° Cytological study of *Rhabditis belari* has shown the presence of the same number of 20 chromosomes in both sexes. Spermatogenesis goes through normal reduction. Oögenesis can be effected in different ways; it is identical for all oöcytes through diacinesis, which includes the normal formation of bivalents. Development can only go on if the egg is activated by the penetration of a sperm. Some eggs go through two reductional divisions, and their pronuclei fuse; these produce males and females. Others, which only give females, emit a single polar body, while at the same time the bivalents divide twice; in these pseudogamous eggs development proceeds from the diploid female pronucleus, the sperm remaining inert.

9° In pseudogamous eggs of *Rhabditis belari*, disjunction of bivalents may be completed at any time, from the beginning of the metaphase to the end of the anaphase of the single maturation division. In amphimixic eggs this can happen only during the metaphase of the second division.

10° Examination of sexual morphogenesis in *Rhabditis* has shown that independant phases are to be distinguished: formation of the sexual apparatus, multiplication of the primordial germ cells, and differenciation of gametes. Only the first and third phases contribute to the appearance of a sexual dimorphism. Irregularities occurring in one of these two phases do not generally interfere with the other.

11° The first sign of a differenciation between the germinative cell of the two sexes appears at the end of the pachytene stage. Spermatogenesis includes, in particular, a more rapid succession of nuclear stages and a slower growth of the cytoplasm, in which lipogenesis remains less intense. The quantitative study of oögenesis has permitted the recognition at the begining of the zone of growth of the existence of a critical phase during which the action of several inhibitors can have effect. This inhibition may be due to bad conditions of the medium, to the aging of the female, or to the presence of certain genetical factors. The action of strerility genes on oögenesis becomes obvious after a small number of inbred generations in cultures of *Rhabditis strongyloides* and *Panagrolaimus rigidus*. The culturing of *Rhabditis elegans* and *Rhabditis belari*, followed for several years, has not resulted in the recognition, in these two species, of the presence of such factors.

12° Comparison between hermaphroditic gonads of intersexual males and of functional hermaphrodites in *Rhabditis elegans* leads one to consider the latter forms as intersexual. The mechanism producing them probably corresponds to genetic intersexuality, analogous to that of interracial hybrids in *Lymantria dispar*. The action of several temperatures on hermaphrodites, together with culturing them on a poorer medium, has not enabled one to obtain a modification of the number of spermatozoa formed in the ovotestis.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Altherr (E.). — 1938. La faune des mines de Bex avec étude spéciale des Nématodes (*Rev. suis. Zool.*, *45*, p. 567-720).

Baehr (W. de). — 1920. Recherches sur la maturation des œufs parthénogénétiques dans l'*Aphis palmæ* (*La Cellule*, *30*, p. 317-353).

Baltzer (F.). — 1937. Analyse des Goldschmidtschen Zeitgesetzes der Intersexualität auf Grund eines Vergleiches der Entwicklung der *Bonellia*-und *Lymantria* Intersexe. Zeitlich gestaffelte Wirkung der Geschlechtsfactoren (Zeitgesetz) oder Gleichzeitigkeit (Gen-Gleichgewicht) (*Arch. f. Entwick.*, *136*, p. 1-43).

Bastian (B. C.). — 1865. Monograph of the *Anguillulidæ* (*Trans. Linn. Soc.*, *25*, p. 73-180).

Bataillon (E.) et Tchou-Su. — 1929. Analyse de la fécondation chez les Batraciens par l'hybridation et la polyspermie physiologique (*Arch. f. Entwickl.*, *115*, p. 779-824).

Beach (T. D.). — 1936. Experimental studies on human and primate species of *Strongyloides*. I. The free living phase of the life cycle [*Amer. J. Hyg.*, *23* (2), p. 243-277].

Belar (K.). — 1923. Ueber den Chromosomenzyklus von parthenogenetischen Erdnematoden (*Biol. Centr.*, *43*, p. 513-518). — 1924. Die Cytologie der Merospermie bei freilebende *Rhabditis*-Arten (*Zeit. f. Zellf. Gebew*, *1*, p. 1-21). — 1928. Die cytologischen Grundlagen der Vererbung (Berlin, 412 p., 280 fig.).

Beneden (E. van). — 1883. L'appareil sexuel femelle de l'*Ascaride megalocephale* (*Arch. de Biol.*, *4*, p. 95-143). — 1883. Recherches sur la maturation de l'œuf (*Arch. de Biol.*, *4*, p. 265-640).

Beneden (E. van) et Neyt (A.). — 1887. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'*Ascaride megalocephale* (*Bull. Acad. Roy. Sc.*, *3*, vol. XIV, p. 215-295).

Boring (A. M.). — 1909. A small chromosome in *Ascaris megalocephala* (*Arch. f. Zellf.*, *4*, p. 120-131).

Boveri (T.). — 1899. Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse (*Festchrift für C. von Kuppfer*, Iéna, p. 383-430). — 1911. Ueber das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus (*Verh. phys. med. Ges. Würz.*, *41*, p. 83-97). — 1911 Ueber das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphrotitismus. Beobachtungen an *Rhabditis nigrovenosa* (*S. B. Phys. Med. Ges. Würz.*).

Brachet (J.). — 1944. *Embryologie chimique*, Paris, 505 p.

Bridges (C. B.). — 1925. Elimination of chromosomes due to a mutant (minuten) in *Drosophila melanogaster* (*Proc. Nat. Acad. Sc.*, *11*, p. 701-706). — 1925 Sex in relation to chromosomes and genes (*Amer. nat.*, *59*, p. 127-154).

Briggs (M. P.). — 1946. Culture methode for a free-living soil nematode (*Thèse Stanford University*, manuscrit).

Brumpt (E.). — 1921. Recherches sur le déterminisme du sexe et l'évolution des Anguillules parasites (*Strongyloides*) (*C. R. Soc. Biol.*, *85*, p. 149-152).

Butschli (O.). — 1873. Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden (*Nova Acta Leop. Carol.*, *36*, p. 1-124).

Castle (W. E.) et al. — 1906. The effects of inbreeding, crossbreeding and selection upon fertility and variability of *Drosophila* (*Proc. Amer. Acad. Ar. Sc.*, *41*, p. 731-786).

Caullery (M.) et Comas (M.). — 1928. Le déterminisme du sexe chez un Nématode parasite des larves de Chironomes (*C. R. Acad. Sc.*, *186*, p. 646-648).

Chandler (A. C.). — 1924. Artificial cultivation of the free-living Nematodes (*Science*, *60*, p. 203-204).

Chitwood (B. G.). — 1933. On some Nematodes of the superfamily *Rhabditoidea* and their status as parasites of reptiles and amphibians (*J. Wash. Acad. Sc.*, *23*, p. 508-520).

Chitwood (B. G.) et al. — 1937-1941. *An introduction to Nematology* (Babylon. N. Y., 371 p.).

Christie (J. R.). — 1929. Some observations on sex in the *Mermithidae* (*J. Exp. Zool.*, *53*, p. 59-76).

Claparède (E.). — 1859. De la formation et de la fécondation des œufs chez les Vers nématodes (*Mem. Soc. Phys. Hist. nat.*, Genève, *15*, p. 1-101).

Cobb (N. A.). — 1893. Nematodes mostly Australian and Fijian (*Macleay Mem. Vol. — Dept. of Agric. New South Wales-Miscel. public*, nº 13, Sydney). — 1893. Plant diseases and their remedies. Diseases of the sugar cane (*Sydney Dept. of Agriculture*, 56 p.).

Cobb, Steiner et Christie. — 1927. When and how does sex arise? (*U. S. Dept. of Agric.*, *6*, nº 43).

Conte (A.). — 1900. De l'influence du milieu nutritif sur le développement des Nématodes libres (*C. R. Soc. Biol.*, *52*, p. 374). — 1900. Sur les conditions de ponte des Nématodes (*C. R. Soc. Biol.*, *52*, p. 375).

Darlington (C. D.). — 1937. *Recent advances in cytology.*, *671* p., 16 pl., 160 fig.). — 1939. Misdivision and the genetics of the centomere (*J. Genetics*, *37*, p. 341-384).

Darlington (C. D.) et Dark (S. C. S.). — 1932. The origin and behaviour of chiasmata. II. *Stenobothrus parallelus* (*Cytologia*, *3*, p. 169-185).

Dobzhansky et Schultz. — 1934. The distribution of sex factors in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster* (*J. genetics*, *98*, p. 349-386).

Dorsey (E.). — 1936. Induced polyploïdy in wheat and rye (*J. Hered.*, *27*, p. 154-160).

Dotterweich (M.). — 1938. Die Züchtung von *Rhabditis teres* Schneider für physiologische und genetische Untersuchungen (*Zool. Anz.*, *122*, p. 266-268).

Dougherty (E. C.). — 1948. The role of free living nematodes in genetic research (*Proc. VIII Internat. Cong. Genetics*, sous presse). — 1948. Pure culturing of a free living *Rhabditis* Nematode (*C. R. XIII Cong. Internat. Zool.*, sous presse).

Dougherty (E. C.) et Calhoun (H. G.). — 1948. Possible significiance of free living Nematode in genetic research (*Nature*, *161*, p. 29). — 1948. Technique for temporarily freing soil nematodes from bacteria by the use of antibiotics and merthiolate (*Anat. Rec.*, *100*, p. 395). — 1948. Experiences in culturing *Rhabditis pellio* and related soil Nematodes (*Proc. Helm. Soc. Wash.*, *15*, p. 55-68).

Dragoiu (J.) et Fauré-Frémiet (E.). — 1920. Sur une anomalie du développement de l'ovaire chez l'*Ascaris megalocephala* (*C. R. Soc. Biol.*, *83*, p. 123-125).

Dreyfus (A.). — 1937. Contribuçao para o estudo do cyclo chromosomico e do determinaçao do sexo do *Rhabdias fülleborni* (*Biol. Geral.*, *1*, p. 1-145). — 1938. Hermaphroditismo alternante proterogynico en *Rhabdias fülleborni* (*Trav. Mém. Inst. Butantan*, *11*, p. 289-297).

Dujardin (F.). — 1845. *Histoire naturelle des Helminthes*, Paris, 654 p., 1 atlas.

Duspiva (F.). — 1942. Die Verteilung der Peptidase auf Kern und Plasma bei Froschoozyten im Verlauf der zweiten Wachstumsperiode (*Biol. Zentralbl.*, *62*, p. 403-431).

Edwards (C. L.). — 1910. The idiochromosomes in *Ascaris megalocephala* and *Ascaris lumbricoides* (*Arch. f. Zellf.*, *5*, p. 422-429). — 1911. The sex chromosomes in *Ascaris felis* (*Arch. f. Zellf.*, *7*, p. 309-313).

Fauré-Frémiet (E.). — 1913. Le cycle germinatif chez l'*Ascaris megalocephala* (*Arch. anat. micr.*, *15*, p. 43-757). — 1925. *La cinétique du développement*, Paris, 336 p., 64 fig.

Federley (H.). — 1928. Das Inzucht problem (*Handb. d. Vererbungewiss*, Berlin, 42 p.).

Fisher (R.-A.). — 1947. *Les méthodes statistiques adaptées à la recherche scientifique*, Paris, 324 p.

Frolowa (S.). — 1913. Idiochromosomen bei *Ascaris megalocephala* (*Arch. f. Zellf.*, *13*, p. 149-167).

Fuchs (G.). — 1915. Die Naturgeschichte der Nematoden und einiger anderer Parasiten (*Zool. Jahrb. Abt. Syst., 38*, p. 109-122). — 1933. Einige Nematoden bei *Scolytus scolytus* F. (*Capit. Zool., 4*, p. 1-45).

Geinitz (B.). — 1915. Ueber Abweichungen bei der Eireifung von *Ascaris* (*Arch. f. Zellf., 13*, p. 588-633).

Glaser (R. W.). — 1931. The cultivation of a nematode parasite of an insect (*Science, 73*, p. 614-615). — 1940. Continued culture of a nematode parasitic in the Japanese beetle (*J. Exp. Zool., 84*, p. 1-12). — 1940. The bacteria free culture of a nematode parasite (*Proc. Soc. Exper. Biol. Med., 43*, p. 518-514).

Glaser (R. W.), McCoy (E. E.) et Girth (N. B.). — 1942. The biology and culture of *Neoaplectana chresima*, a new nematode parasitic in insects (*J. Parasitol., 28*, p. 123-126).

Glaser (R. W.) et Stoll (H.). — 1938. Sterile culture of the freeliving stages of the sheep stomach worm, *Haemonclus contortus* (*Parasitol., 30*, p. 324-332).

Goffart (H.). — 1933. Ueber die Nematodenfauna der Kartoffel (*Mitt. d. biol. Reichsanst. f. Land. u. Forstwirt., 47* p. 1-30).

Goldschmidt (R.). — 1931. *Die sexuellen Zwischenstufen*, Berlin, 528 p., 214 fig.

Goodrich (H. B.). — 1916. The germ cells in *Ascaris incurva* (*J. exp. Zool., 21*, p. 61-69). — 1914. The maturation division in *Ascaris incurva* (*Biol. Bull., 27*, p. 147-150).

Gouilliart (M.). — 1932. Les tubes génitaux d'un exemplaire d'*Ascaris megalocephala* à cinq chromosomes (*C. R. Soc. Biol., 110*, p. 950-952). — 1932. Le comportement de l'hétérochromosome dans la spermatogenèse et dans l'ovogenèse chez un *Ascaris megalocephala* hermaphrodite (*C. R. Soc. Biol., 110*, p. 1-176, 1-179).

Gulick (A.). — 1911. Uber die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden nebst Bemerkungen über die Bedeutung dieser Chromosomen (*Arch. f. Zellf., 6*, p. 339-382).

Guyenot (E.) et Zimmermann (A.). — 1921. Élevage aseptique d'*Anguillula aceti* en milieu artificiel (*C. R. Soc. Biol., 88*, p. 283).

Hartmann (M.). — 1943. *Die Sexualität*, Iéna, 426 p., 245 fig.

Held (H.). — 1916. Der Anteil des Protoplasmas an der Befruchtung von *Ascaris megalocephala* (*Arch. f. mikr. Anat.*, Abt. 2, *89*, p. 59-224).

Herla (V.). — 1894. Études des variations de la mitose chez l'*Ascaris megalocephala* (*Arch. de Biol., 13*).

Hertwig (P.). — 1920. Abweichende Form der Parthenogenese bei eine Mutation von *Rhabditis pellio* (*Arch. f. mikr. Anat., 94*, p. 303-337). — 1922. Beobachtung über die Fortpflanzungsverhältnisse und die systematische Einteilung der Regenwürmernenatoden (*Zeit. f. wiss. Zool., 119*, p. 539-558).

Hilgermann (R.) et Weissenberg (P.). — 1918. Nematodenzüchtung auf Agarplatten (*Zbl. Bakt.*, Abt. 1, *80*, p. 467-472).

Hirschler (J.). — 1913. Ueber die Plasmatrukturen in der Geschlechtszellen der Ascariden (*Zeit. f. Zellf., 9*, p. 351-398).

Honda (H.). — 1925. Experimental and cytological studies on bisexual and hermaphrodite free-living Nematodes (*J. Morphol., 40*, p. 191-233).

Hubbs (C. L.) et Hubbs (L. C.). — 1932. Apparent parthenogenesis in nature, in a form of fish of hybrid origin (*Science, 76*, p. 628-630).

Humphrey (B. R.). — 1945. Sex determination in ambystomids salamenders : a study of the progeny of female experimentally converted into males (*Amer. J. Anat., 76*, p. 33-66).

Hyde (B.). — 1914. Fertility and sterility in *Drosophila ampelophila* (*J. exp. zool., 17*, p. 141-212, 343-372).

Jeffrey (E. C.) et Haertl (E. J.). — 1938. The nature of certain so called sex chromosome in *Ascaris* (*La Cellule, 47*, p. 237-244).

Johnson (G. E.). — 1913. On the Nematode of the common earthworm. (*Quart. J. Micr. sc., 58*, p. 605-652).

Jollos (V.). — 1930. Studien zur Evolutions problem. Ueber die experimentelle

Hervorrufung und Steigerung von Mutationen bei *Drosophila melanogaster* (*Biol. Zentrabl., 50*, p. 541-554).

King (H. D.). — 1918. Studies on inbreeding (*J. exp. Zool., 26*, p. 1-98). — 1918. Studies on inbreeding (*J. exp. Zool., 27*, p. 1-35).

Kreis (H. A.). — 1929. Freilebende terrestrische Nematoden aus der Umgebung von Peking (China) (*Zool. Anz., 84*, p. 283-254). — 1930. Freilebende terristrische Nematoden aus der Ungebung von Peking (China) (*Zool. Anz., 87*, p. 67-87). — 1932. Studies on the genus *Strongyloides* (*Amer. J. Hyg., 16*, p. 450-491).

Kröning (F.). — 1923. Studien zur Chromatinreifung der Keimzellen. Die Tetradenbildung und die Reifeteilungen bei einigen Nematoden (*Arch. f. Zellf., 17*, p. 63-85).

Kruger (E.). — 1913. Fortpflanzung und Keimzellenbildung von *Rhabditis aberrans* n. sp. (*Zeit. f. wiss. Zool., 105*, p. 87-124).

Kupelwieser (H.). — 1908. Entwicklungserregung bei Seeigeleier durch Molluskensperma (*Arch. Entw. Mech., 27*, p. 434-462).

Legrand (J. J.) et Vandel (A.). — 1948. Le développement postembryonnaire de la gonade chez les Isopodes terrestres, normaux et intersexués. I. Évolution morphologique de la gonade (*Bull. biol. France-Belg., 82*, p. 79-94).

Ludwig (H.). — 1938. Die Variabilität von *Rhabditis teres* unter veränderten Ernährungsbedingungen (*Zeits. f. wiss. Zool., 151*, p. 291-336).

McCoy (O. R.). — 1929. The suitability of various bacteria as food for hockworm larvæ (*Amer. J. Hyg., 10*, p. 140-156). — 1939. The growth of hookworm larvæ on pure cultures of bacteria (*Science, 68*, p. 74-75).

Man (J. G. de). — 1876. Onderzoekingen over vrij in de aerde levende Nematoden (*Tijds. Nederl. dierkund. Vereen. 2*, p. 78-196, 13 pl.). — 1884. *Die frei in der reinen Erde und im süssen Wasser lebenden Nematoden der niederländischen Fauna*, Leiden. — 1927. Das Männchen des *Rhabditis monhystera* Bütschli (*Zool. Anz., 70*, p. 51-57).

Maupas (E.). — 1899. La mue et l'enkystement chez les Nématodes (*Arch. zool. exp.*, 3e série, *7*, p. 563-628). — 1900. Modes et formes de reproduction des Nématodes (*Arch. zool. exp.*, 3e série, *8*, p. 463-624). — 1919. Essais d'hybridation chez les Nématodes (*Bull. biol. France-Belgique, 52*, p. 466-498).

Meissner (G.). — 1854. Beiträge zur Anatomie und Physiologie von *Mermis albicans* (*Zeits. f. wiss. Zool., 5*, p. 207-284).

Metcalf (H.). — 1903. Cultural studies of a Nematode associated with plant decay (*Trans. Amer. Micr. Soc., 24*, p. 69-102).

Meves (F.). — 1910. Ueber die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala* (*Arch. f. mikr. Anat., 76*, p. 683-716). — 1915. Ueber Mitwirkung der Plastomosen bei der Befruchtung des Eies von *Filaria papillosa* (*Arch. f. mik. Anat., 87*, p. 12-46). — 1920. Ueber Samenbildung und Befruchtung bei *Oxyuris ambigua* (*Arch. f. mikr. Anat., 94*, p. 135-184).

Micoletzky (H.). — 1921. Die Freilebenden Erd-Nematoden (*Arch. f. Naturgesch.*, Abt. A., *87*, p. 1-649). — 1925. Die freilebenden Süsswasser und Moornematoden Dänemarks (*Kgl. dansk. vid. Selsk. Skr., 10*, p. 55-310).

Molz (E.). — 1920. Versuche zur Ermittlung des Einflusses auf das Geschlechtsverhältnis der Rübennematoden (*Landw. Jahrb., 54*).

Moore (C.). — 1916. On the superposition of fertilisation on parthenogenesis (*Biol. bull., 31*, p. 137-180). — 1917. On the capacity of fertilisation after initiation of development (*Biol. bull., 33*, p. 258-295).

Morgan (T. H.). — 1915. The predetermination of sex in Phylloxerans and Aphids (*J. exp. zool., 19*, p. 259-352).

Mulsow (K.). — 1913. Der Chromosomencyclus bei *Ancyracanthus cystidicola* Rud. (*Arch. f. Zellf., 9*, p. 63-72).

Nelson (H.). — 1852. The reproduction of *Ascaris mystax* (*Phil. trans. roy. Soc. Lond.*, p. 563-594).

Nigon (V.). — 1943. Le déterminisme du sexe chez un Nématode libre hermaphrodite, *Rhabditis elegans* Maupas (*C. R. Soc. Biol., 137*, p. 40-41). — 1946. Le déterminisme du sexe chez un Nématode libre hermaphrodite, *Rhabditis dolichura* Schneider (*Bull.*

Soc. Zool. Fr., *71*, p. 78-84). — 1947. Le déterminisme du sexe et la pseudogamie chez un Nématode parthénogénétique, *Rhabditis monohystera* Bütschli (*Bull. Biol. France-Belgique*, *81*, p. 33-37).

Nigon (V.) et Ritter (M.). — 1947. Études sur une maladie vermiculaire du Tabac (*Ann. Epiph.*, *13*, p. 119-131).

Œrley (L.). — 1886. *Die Rhabditiden und ihre medizinische Bedeutung*, *84* p., 6 pl.

Otter (G. W.). — 1933. On the biology and the life history of *Rhabditis pellio* (*Parasitology*, *25*, p. 296-307).

Pai (S.). — 1928. Die Phasen des Lebenscyclus der *Anguillula aceti* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, *31*, p. 293-344).

Perez (J.). — 1866. Recherches anatomiques et physiologiques sur l'Anguillule terrestre (*Rhabditis terricola* Dujardin) (*Ann. Sc. nat.*, *6*, p. 152-307).

Petrov (D. F.) et Tukan (D. A.). — 1937. On the heterozygosity of the male sex in *Fragaria orientalis* Los (*C. R. Acad. Sc. U. R. S. S.*, *16*, p. 459-460).

Potts (F. A.). — 1910. Notes on the free-living Nematodes. 1. The hermaphrodite species (*Quart. J. micr. Sc.*, *55*, p. 433-484).

Randolph (L. F.). — 1932. Some effects of high temperature on polyploidy and other variation in maize (*Proc. Nat. Acad. Sc.*, *18*, p. 222-229).

Rider (P. R.). — 1939. *An introduction to modern statistical methods*, New-York, 220 p.

Rokizky (P. Th.). — 1930. Ueber Hervorrufen erblicher Veränderungen bei *Drosophila* durch Temperatureinwirkung (*Biol. Zentrabl.*, *50*, p. 554-566).

Romieu (M.). — 1910. La spermiogenèse chez l'*Ascaris megalocephala* (*Arch. f. Zellf.*, *6*, p. 254-325).

Sædeleer (A. de). — 1912. Contribution à l'étude de l'ovogenèse chez l'*Ascaris megalocephala bivalens* (*La Cellule*, *28*, p. 301-362).

Schaake (M.). — 1931. Infecktionsmodus und Infektionsweg des *Rhabdias bufonis*, und die Metamorphose des Genitalapparates der hermaphroditischen Generation (*Zeit. f. Parasitenk.*, *3*, p. 517-648).

Schleip (W.). — 1911. Das Verhalten der Chromatin bei *Angiostomum nigrovenosum* (*Arch. f. Zellf.*, *7*, p. 87-183).

Schneider (A.). — 1866. *Monographie der Nematoden*, Berlin 357 p., 28 pl.

Schrader (F.). — 1928. *Die Geschlechtschromosomen*, 194 p., 43 fig. — 1935. Notes on the mitotic behaviour of long chromosomes (*Cytologia*, *6*, p. 422-430).

Schwartz (H.). — 1932. Der chromosomencyclus von *Tetraneura ulmi* De Geer (*Zeits. f. Zellf.*, *15*, p. 645-686).

Seiler (J.). — 1920. Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. 1. Experimentelle Beeinflüssung der geschlechtsbestimmende Reifeteilung bei *Talæporia tubulosa* Retz (*Arch. f. Zellf.*, *15*, p. 249-268). — 1946. Die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Rassen von *Solenobia triquetrella* (*Psychidæ*) in der Schweiz (*Rev. Suis. Zool.*, *53*, p. 529-533).

Skwarra (E.). — 1921. Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden Ostpreussens (*Inaugural Dissert. Königsberg*).

Spek (S.). — 1918. Die amœboïden Bewegungen und Strömungen in den Eizellen einiger Nematoden während der Vereinigung der Vorkerne (*Arch. Entw. Mech.*, *44*, p. 217-255). — 1918. Oberflächenspannungsdifferenzen als Ursache der Zellteilung (*Arch. Entw. Mech.*, *44*, p. 1-113).

Steiner (G.). — 1923. Intersexes in Nematodes (*J. Hered.*, *14*, p. 147-158). — 1926. Parasitic nemas on peanuts in South-Africa (*Centr. Bakt.*, Abt. 2, *67*, p. 351-365). — 1936. Opuscula miscellanea nematologica, III (*Proc. Helm. Soc. Wash.*, *3*, p. 16-22). — 1937. Intersexuality in two new parasitic Nematodes *Pseudomermis vanderlindei* n. sp. (*Mermithidae*) and *Tetanonema strongylurus* n. g. n. sp. (*Filariidae*) (*Skrjabin Jub. Vol.*, Moscou, p. 681-687).

Stephenson (W.). — 1942. On the culturing of *Rhabditis terrestris* n. sp. (*Parasitol.*, *34*, p. 246-252).

Suomalainen (E.). — 1947. Parthenogenese und Polyploidie bei Rüsselkäfern (*Curculionidæ*) (*Hereditas*, *33*, p. 425-456).

Tyler (J.). — 1935. Reproduction without males in aseptic root cultures of the root-knot Nematode (*Hilgardia, 17*, p. 373-388).

Vacher (M.). — 1949. *Techniques physiques de microanalyse biochimique*, Paris (sous presse).

Vandel (A.). — 1940. La parthénogenèse géographique. IV. Polyploïdie et distribution géographique (*Bull. biol. France-Belgique, 74*, p. 94-100). — 1941. Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes terrestres. VI. Les phénomènes de monogénie chez les Oniscoïdes (*Bull. biol. France-Belgique, 75*, p. 361-363). — 1946. Le rôle de la polyploïdie dans le règne animal (*Arch. Julius Klaus Stf. f. Vererb., 21*, p. 397-410).

Walton (A. C.). — 1921. The spermatogenesis of *Ascaris felis* Goeze (*J. exp. Zool., 34*, p. 189-201). — 1924. The chromosome-cycle in Nematodes. A preliminary report (*Trans. Amer. Micr. Soc., 43*, p. 1-10). — 1924. Studies on Nematode gametogenesis (*Zeitf. f. Zellf. Gebew., 1*, p. 167-239). — 1940. Gametogenesis (*in* Chitwood et al., *Introduction to Nematology*, p. 205-215).

Welch (P. S.) et Wehrle (L. P.). — 1918. Observations on reproduction in certain parthenogenetical and bisexual nematodes reared in artificial media (*Trans. Amer. Micr. Soc., 37*, p. 141-176).

Wentworth (E. N.). — 1913. The segregation of fecundity factors in *Drosophila* (*J. Genetics, 3*, p. 113-120).

Westergaard (M.). — 1940. Studies on cytology and sex determination in polyploïd forms of *Melandrium album* (*Dansk. Bot. Ark., 10*, p. 1-143). — 1946. Structural changes of the Y chromosome in the offspring of polyploid *Melandrium* (*Hereditas, 32*, p. 60-64).

White (M. J. D.). — 1945. *Animal cytology and evolution*, Cambridge, 375 p., 121 fig.

Winge. — 1931. X and Y linked inheritance in *Melandrium* (*Hereditas, 15*, p. 126-165).

Wollenweber. — 1921. Beiträge zur Ælchenfauna der Kartoffel (*Mitt. aus. d. Biol. Reichsants., 21*, p. 258-266).

Zimmermann (A.). — 1921. Recherches expérimentales sur l'élevage aseptique de l'Anguillule du vinaigre (*Rev. suis. zool., 28*, p. 357-380).

(*Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Paris.*)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Rhabditis strongyloides Schneider.

PLANCHE II

Rhabditis belari n. nv.

PLANCHE III

Rhabditis elegans Maupas.

PLANCHE IV

Panagrolaimus rigidus Schneider.

PLANCHE V

Rhabditis strongyloides. — Ovogenèse.

Fig. 1. — Mitose ovogoniale (× 2 000).
Fig. 2. — Anaphase de la première division de maturation (figure normale) (× 2 000).
Fig. 3. — Anaphase d'une première division de maturation anormale (× 2 000).
Fig. 4. — Métaphase de la première division de maturation (vue de profil) (× 2 000).
Fig. 5, 6 et 7. — Série de figures diacinétiques (× 2 000).
Fig. 8. — Métaphase de la deuxième division de maturation (× 2 000).
Fig. 9. — Anaphase de la deuxième division de maturation (figure normale) (× 2 000).
Fig. 10. — Métaphase de la deuxième division de maturation (figure normale) (× 2 000).
Fig. 11. — Diacinèse. Au pôle supérieur de l'œuf, on voit le spermatozoïde qui vient de pénétrer (× 1 000).
Fig. 12. — Métaphase de la deuxième division de maturation comportant 8 chromosomes (× 1 000).

PLANCHE VI

Rhabditis strongyloides.

Fig. 1. — Métaphase de la première division de segmentation (× 1 000).
Fig. 2 et 4. — Deux stades de la reconstitution des chromosomes dans les pronuclei (× 1 000).
Fig. 3. — Perte d'un chromosome dans le cytoplasme d'un œuf (× 1 000).

PLANCHE VII

Rhabditis strongyloides. — Spermatogenèse.

Fig. 1. — Mitose spermatogoniale (× 3 000).
Fig. 2 et 3. — Diacinèses (× 3 000).
Fig. 4 et 5. — Métaphases de la première division de maturation (× 3 000).
Fig. 6. — Anaphase de la première division de maturation (× 3 000).
Fig. 7. — Métaphases de la deuxième division de maturation (× 3 000).
Fig. 8. — Spermiogenèse (× 2 000).

PLANCHE VIII

Rhabditis strongyloides.

Fig. 1 et 1 *a*. — Diacinèse de la spermatogenèse en place (× 2 000).
Fig. 2 et 2 *a*. — Diacinèse de la spermatogenèse étalée en frottis (× 2 000).
Fig. 3 et 3 *a*. — Diacinèse de l'ovogenèse en place (× 2 000).
Fig. 4 et 4 *a*. — Spermatogenèse. Métaphase de la première division de maturation (× 2 000).
Fig. 5. — Diacinèse de l'ovogenèse en frottis (× 2 000).
Fig. 6 et 6 *a*. — Spermatogenèse. Métaphase de la deuxième division de maturation : on distingue 10 chromosomes scindés (photo × 2 000).
Fig. 7 et 7 *a*. — Métaphase de la deuxième division de maturation : on voit dix chromosomes scindés, plus un hétérochromosome (photo × 2 000).
Fig. 8 et 8 *a*. — Métaphase d'une division de segmentation (photo × 2 000).

Panagrolaimus rigidus. — Ovogenèse.

Fig. 9 et 13. — Diacinèses (× 3 600).
Fig. 10. — Métaphase de la première division de maturation (× 3 600).
Fig. 11. — Métaphase de la deuxième division de maturation (× 3 600).
Fig. 12. — Anaphase de la deuxième division de maturation (× 3 600).
Fig. 14, 15 et 16. — Figures polyploïdes (× 3 600).

Spermatogenèse.

Fig. 17. — Début de la diacinèse (× 3 600).
Fig. 18 et 19. — Fin de la diacinèse (× 3 600).
Fig. 20. — Métaphase de la première division de maturation (× 3 600).
Fig. 21, 22 et 23. — Métaphases de la seconde division de maturation (× 3 600).

PLANCHE IX

Panagrolaimus rigidus. — Spermatogenèse.

Fig. 1. — Spermatozoïde (× 3 600).
Fig. 2. — Zone de multiplication avec mitoses spermatogoniales. Les gros noyaux appartiennent à la paroi du testicule (× 3 600).

Rhabditis elegans. — Ovogenèse.

Fig. 3. — Anaphase de la deuxième division de maturation (× 1 000).
Fig. 4. — Métaphase de la deuxième division de maturation (× 3 600).
Fig. 5 et 5 *a*. — Anaphase de la première division de maturation (photo × 3 600).
Fig. 6. — Diacinèse (× 1 000).
Fig. 7 et 7 *a*. — Métaphase d'une mitose ovogoniale (× 3 600).

Spermatogenèse des hermaphrodites.

Fig. 8 et 8 *a*, 10 et 10 *a*. — Diacinèses (photos × 3 600).
Fig. 9 et 9 *a*. — Métaphases de la première division de maturation. En bas et à gauche, sur la photographie, anaphase sans retard des hétérochromosomes (× 3 600).
Fig. 12. — Anaphase de la première division de maturation montrant un léger retard des hétérochromosomes.
Fig. 13. — Anaphase de la deuxième division de maturation.

Spermatogenèse des mâles.

Fig. 11, 11 *a* et 11 *b*. — Diacinèses : en haut (11 *a*), figure polysomique ; en bas (11 *b*), figure normale (photos × 3 600).

PLANCHE X

Rhabditis dolichura.

Spermatogenèse des hermaphrodites.

Fig. 1. — Mitose goniale (× 2 000).
Fig. 2, 3 et 4. — Figures de diacinèse (× 2 000).
Fig. 5, 10 et 11. — Premières divisions de maturation (× 2 000).
Fig. 6, 7 et 9. — Deuxièmes divisions de maturation (× 2 000).
Fig. 8. — Première et deuxièmes divisions de maturation (× 2 000).
Fig. 12. — Spermiogenèse (× 2 000).

Ovogenèse des hermaphrodites.

Fig. 13. — Début de la diacinèse (× 1 000).
Fig. 14. — Métaphase de la première division de maturation × 2 000.
Fig. 15, 16 et 17. — Anaphases de la première division de maturation (× 2 000).
Fig. 18. — Anaphase de la deuxième division de maturation (× 2 000).
Fig. 19. — Fusion des pronuclei (× 1 000).
Fig. 20. — Segmentation d'un œuf femelle (× 1 000).

PLANCHE XI

Rhabditis dolichura.

Fig. 1. — Segmentation d'un œuf destiné à donner un individu mâle (× 1 000).

Spermatogenèse des mâles.

Fig. 2. — Division spermatogoniale (× 2 000).
Fig. 3 et 4. — Diacinèses (× 2 000).
Fig. 5. — Diacinèse, premières et deuxièmes divisions de maturation (× 2 000).
Fig. 6. — Deuxièmes divisions de maturation (à gauche, figure exceptionnelle) (× 2 000).
Fig. 7. — Premières divisions de maturation × 2 000.
Fig. 8. — Deuxième division de maturation (non-disjonction) (× 2 000).
Fig. 9 et 10. — Deuxièmes divisions de maturation (× 2 000).

PLANCHE XII

Rhabditis elegans. — Spermatogenèse des mâles.

Fig. 1. — Anaphases de la deuxième division de la maturation. A gauche, division équationnelle de l'hétérochromosome. En haut, à droite, pas d'hétérochromosome (× 3 600).
Fig. 2 et 2 *a*. — En haut, anaphase de la première division de maturation, réductionnelle pour l'hétérochromosome. En bas (2 *a*), métaphases de la deuxième division de maturation (× 3 600).

Rhabditis elegans. — Figures d'hétéroploïdie.

Fig. 3, 3 *a* et 3 *b*. — Diacinèses chez un mâle (× 3 600).
Fig. 4. — Diacinèse chez une femelle (× 3 600).
Fig. 5 et 5 *a*. — Métaphase d'une division de maturation chez un mâle (× 3 600).
Fig. 6 et 6 *a*. — Diacinèse dans un ovocyte d'un mâle hermaphrodite (× 1 100).
Fig. 7 et 9. — Diacinèses chez des mâles (× 3 600).
Fig. 8. — Anaphase d'une division de maturation chez un mâle (× 3 600).

PLANCHE XIII

Rhabditis belari. — Spermatogenèse

Fig. 1, 1 *a*, 3 et 3 *a*. — Diacinèses (× 3 600).
Fig. 2, 2 *a*, 4, 4 *a*, 6, 6 *a* et 6 *b*. — Spermatocytes de deuxième ordre (× 3 600).
Fig. 7 et 7 *a*. — Métaphase de la deuxième division de maturation (× 3 600).
Fig. 5. — Spermiogenèse (× 3 600).

Rhabditis strongyloides. — Gonades colorées au Noir Soudan.

Fig. 8. — Testicule : zone de multiplication et zone d'accroissement.
Fig. 9. — Ovaire : zone d'accroissement.

PLANCHE XIV

Rhabditis belari. — Ovogenèse.

Fig. 1, 1 *a*, 2 et 2 *a*. — Diacinèses (photos × 1 000).
Fig. 3. — Expulsion de l'unique globule polaire (deux plaques anaphasiques superposées) (× 1 000).
Fig. 4, 5 et 5 *a*. — Les deux plaques de la figure 3 grossies (× 3 600).
Fig. 6. — Deux plaques anaphasiques au cours de l'expulsion du globule polaire unique (× 3 600).
Fig. 7. — Métaphase de la première division de maturation comportant vingt chromosomes simples (× 3 600).
Fig. 8 et 9. — Les deux plaques anaphasiques d'une expulsion de globule polaire à vingt chromosomes simples (× 3 600).
Fig. 10. — Formation d'un pronucleus unique. A droite, le spermatozoïde (× 1 000).
Fig. 11. — Œuf pseudogame avec pronucleus bien formé (× 1 000).
Fig. 12. — Expulsion du globule polaire avec doublement du nombre des chromosomes (× 1 000).
Fig. 13 et 13 *a*. — Expulsion d'un deuxième globule polaire : (photo × 1 000 ; dessin × 4 000).
Fig. 14. — Première division de segmentation d'un œuf pseudogame (× 1 000).
Fig. 15, 15 *a* et 16. — Fusion des pronuclei dans deux œufs amphimixiques (× 1 400).

PLANCHE XV

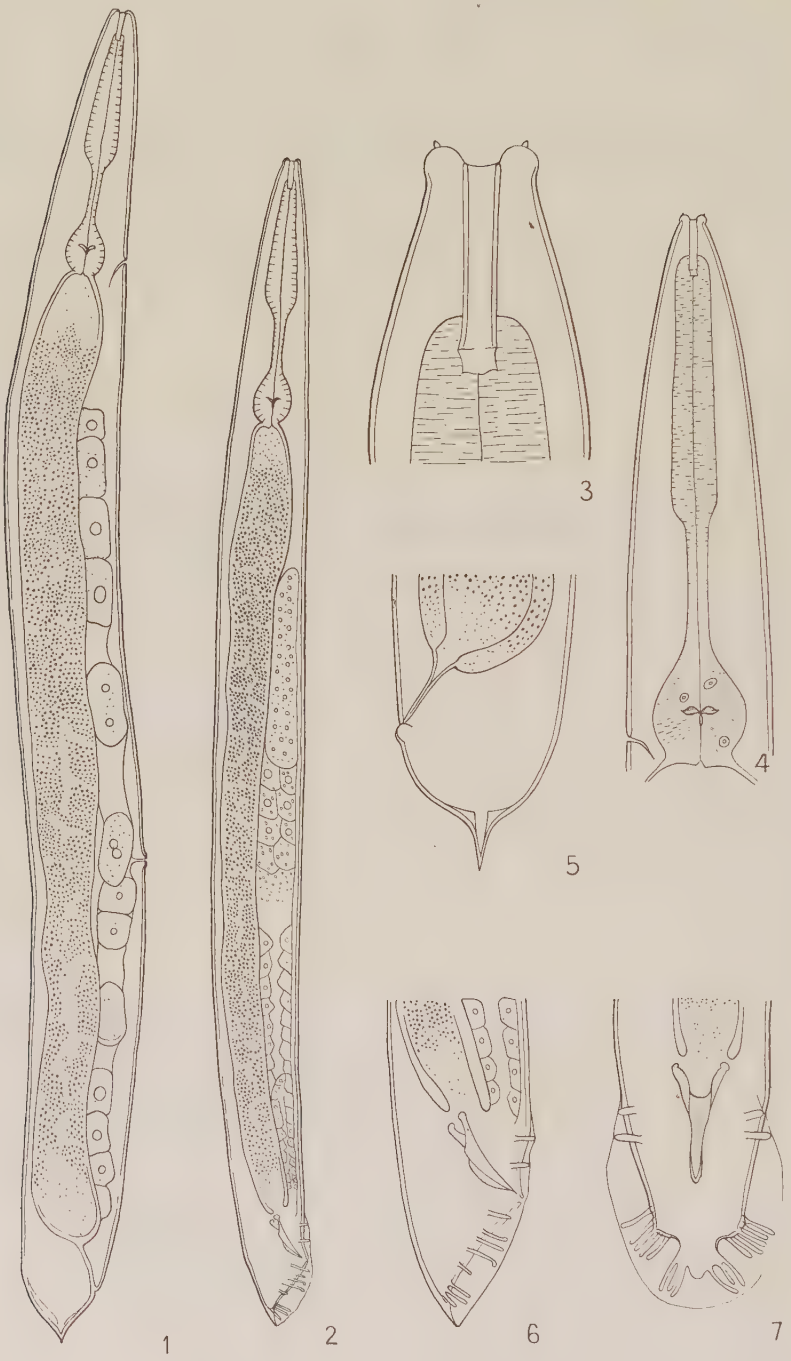
Rhabditis belari.

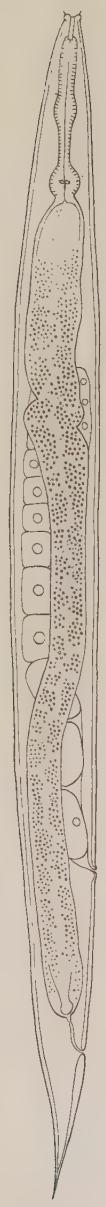
Fig. 1. — Cul-de-sac ovarien avec zones de multiplication, de synapsis et noyaux pachytènes (× 500).
Fig. 2. — Noyau d'un ovocyte durant l'interphase postsyndétique (× 2 000).
Fig. 3. — Noyaux pachytènes durant l'ovogenèse (× 1 100).
Fig. 4. — Stade diplotène (× 1 100).
Fig. 6. — Noyau d'un spermatocyte durant l'interphrase postsyndétique (× 3 600).
Fig. 7 et 8. — Formation des gemini durant l'ovogenèse (× 1 100).

Rhabditis elegans.

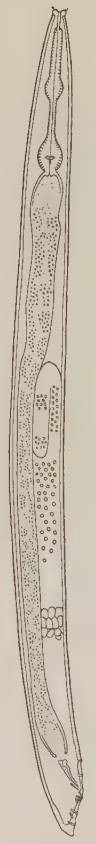
Fig. 5. — Fin du stade pachytène durant l'ovogenèse (× 1 100).
Fig. 9 et 10. — Évolution des gemini durant la diacinèse (× 1 100) (la croissance s'opère de gauche à droite).

PLANCHES HORS TEXTE

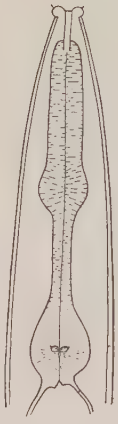

1
2
3
4
5
6
7



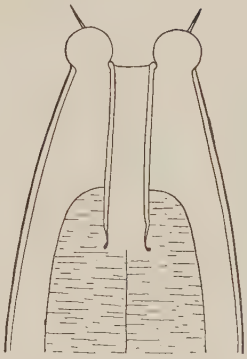
1



2



3



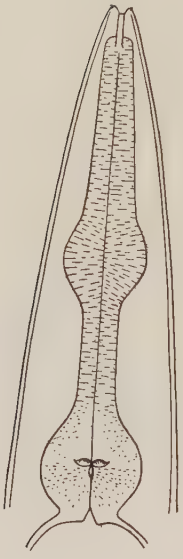
4

5

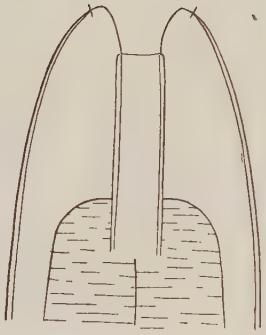
6

7

8



1

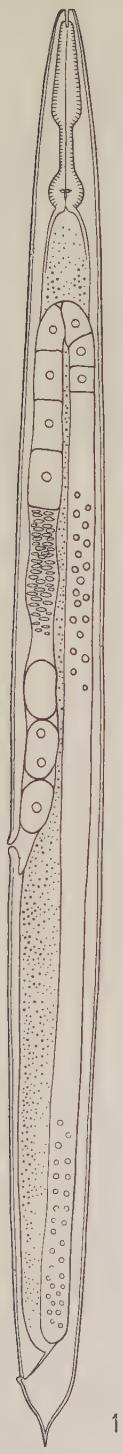


2

3

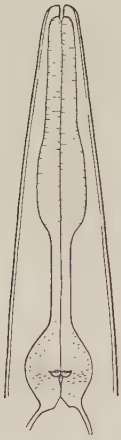
4

5

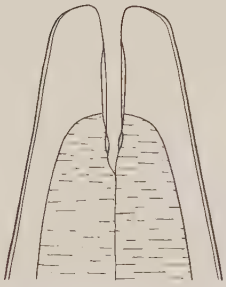


1

2

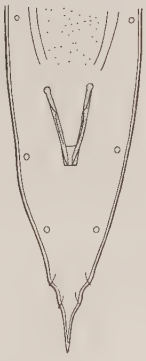


3

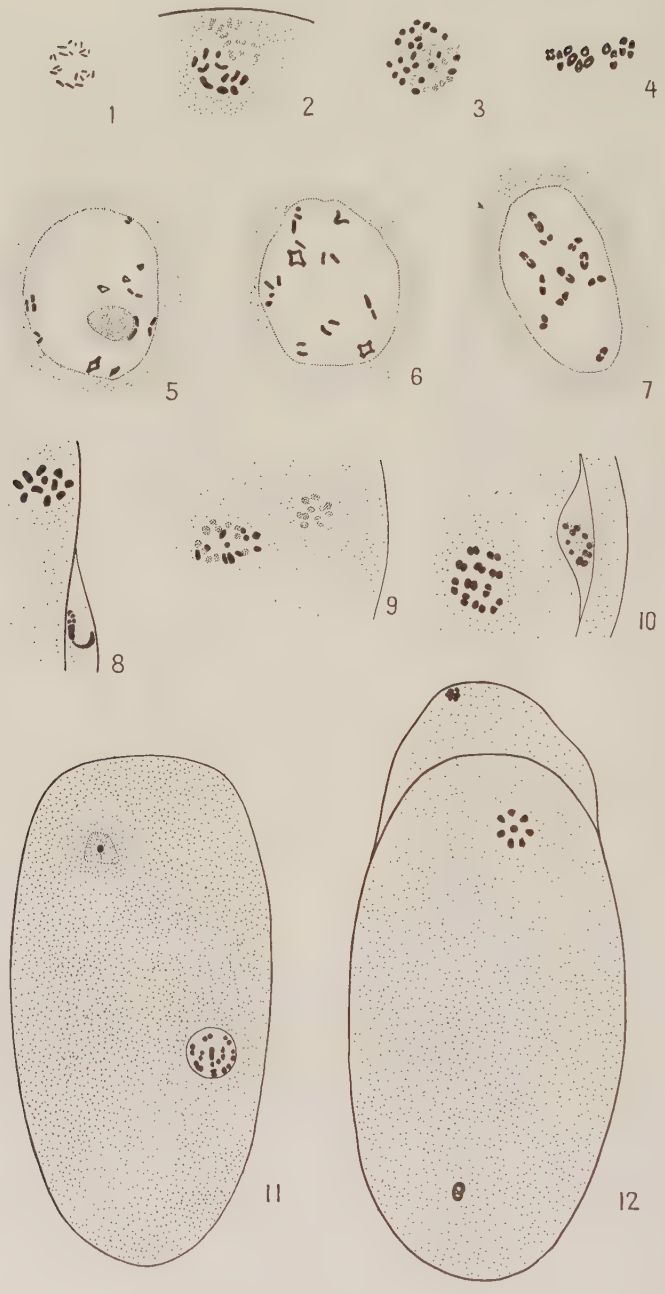


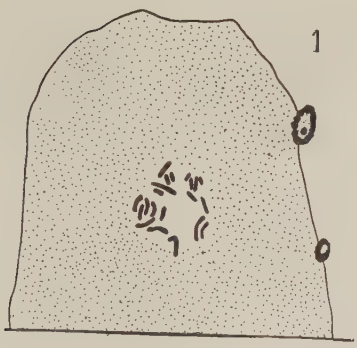
4

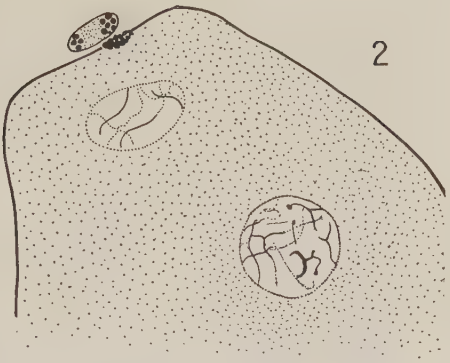
5

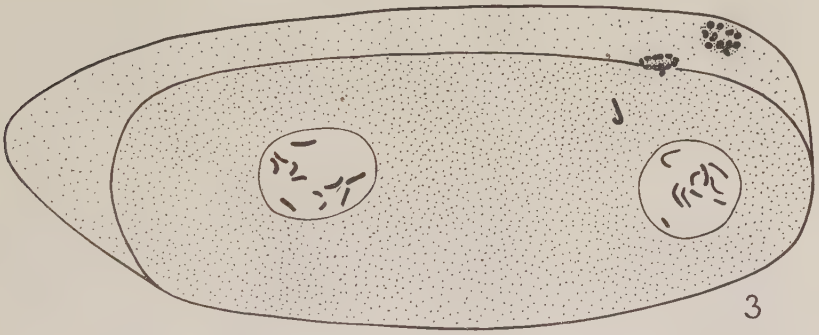


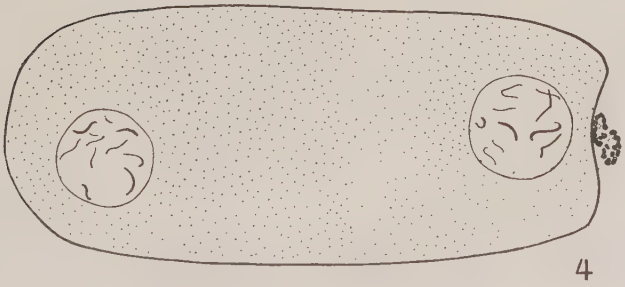
6


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

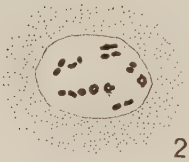

1


2

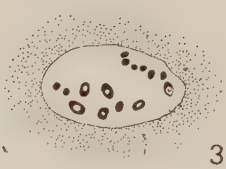

3


4

1

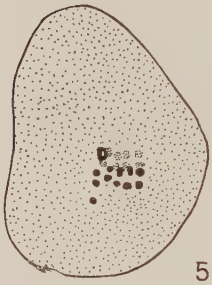


2

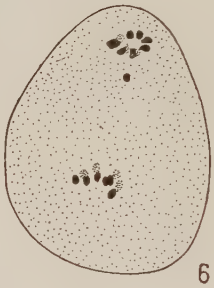


3

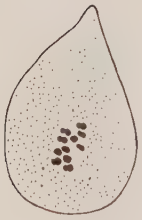
4



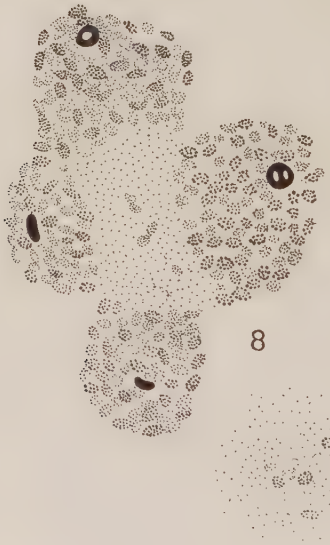
5



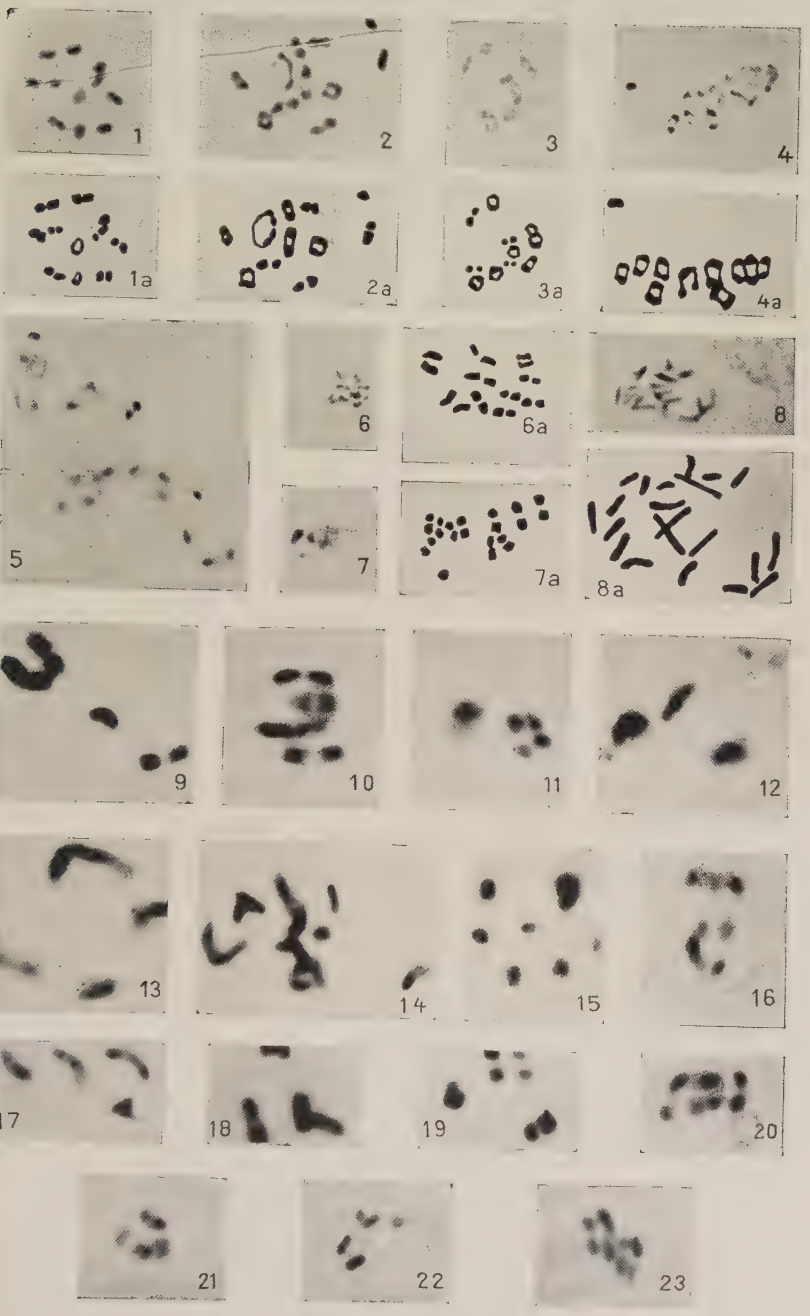
6



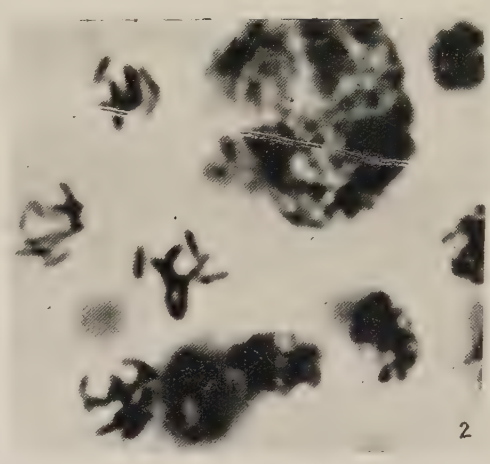
7

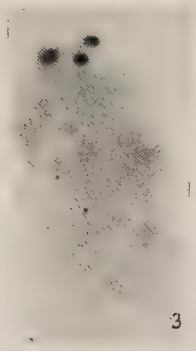


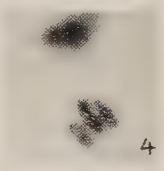
8

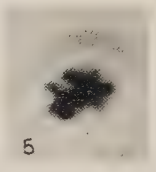

1
2
3
4
1a
2a
3a
4a
5
6
6a
8
7
7a
8a
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23

1


2

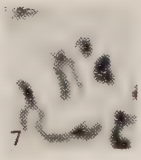

3


4


5

5a

6


7

7a

8

8a

9

9a

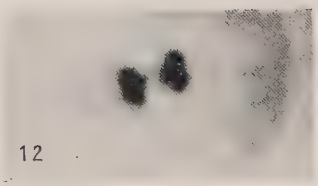
10

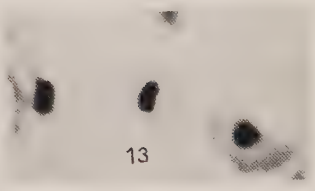
10a

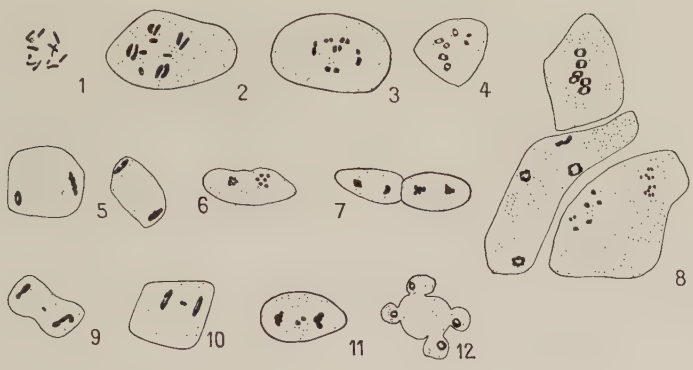
11a

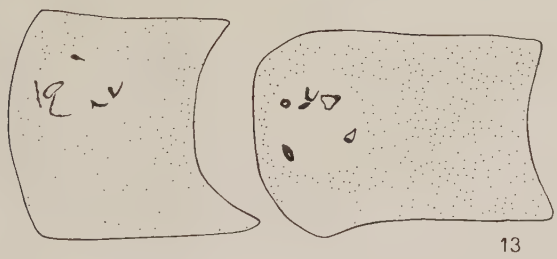
11

11b

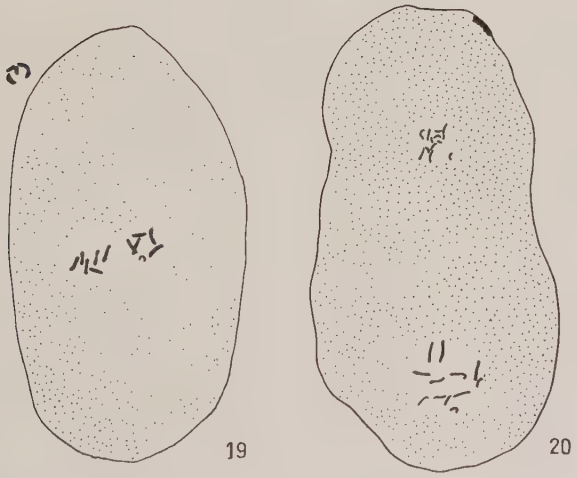

12

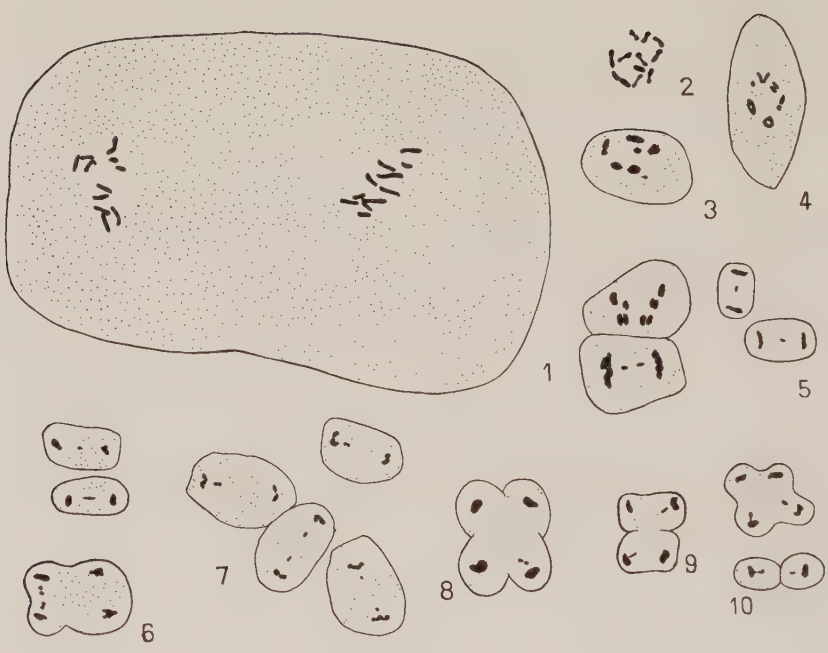

13

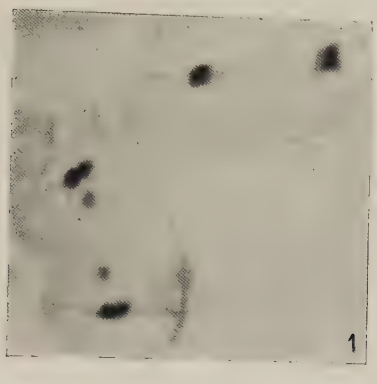

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

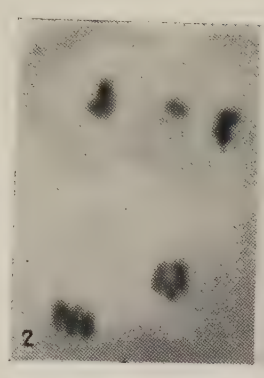

13

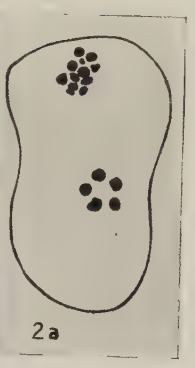
14
15
16
17
18

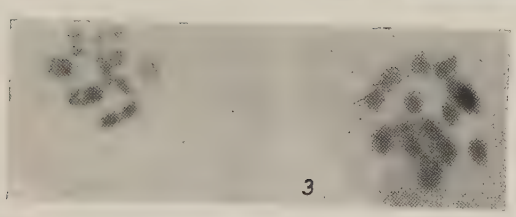

19
20


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

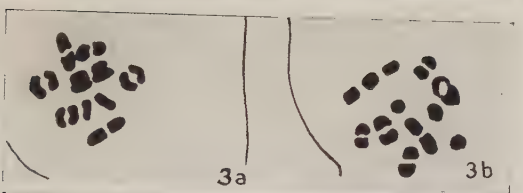

1

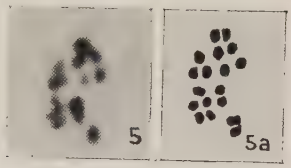

2

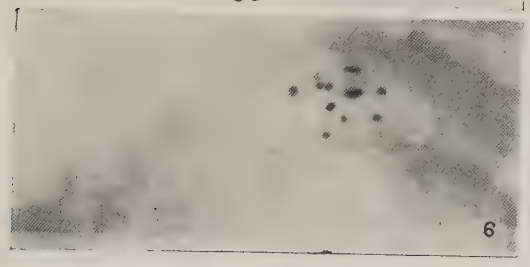

2a


3

4

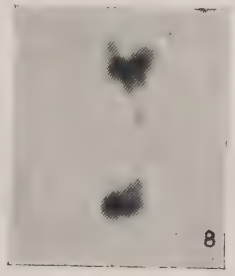

3a
3b


5
5a

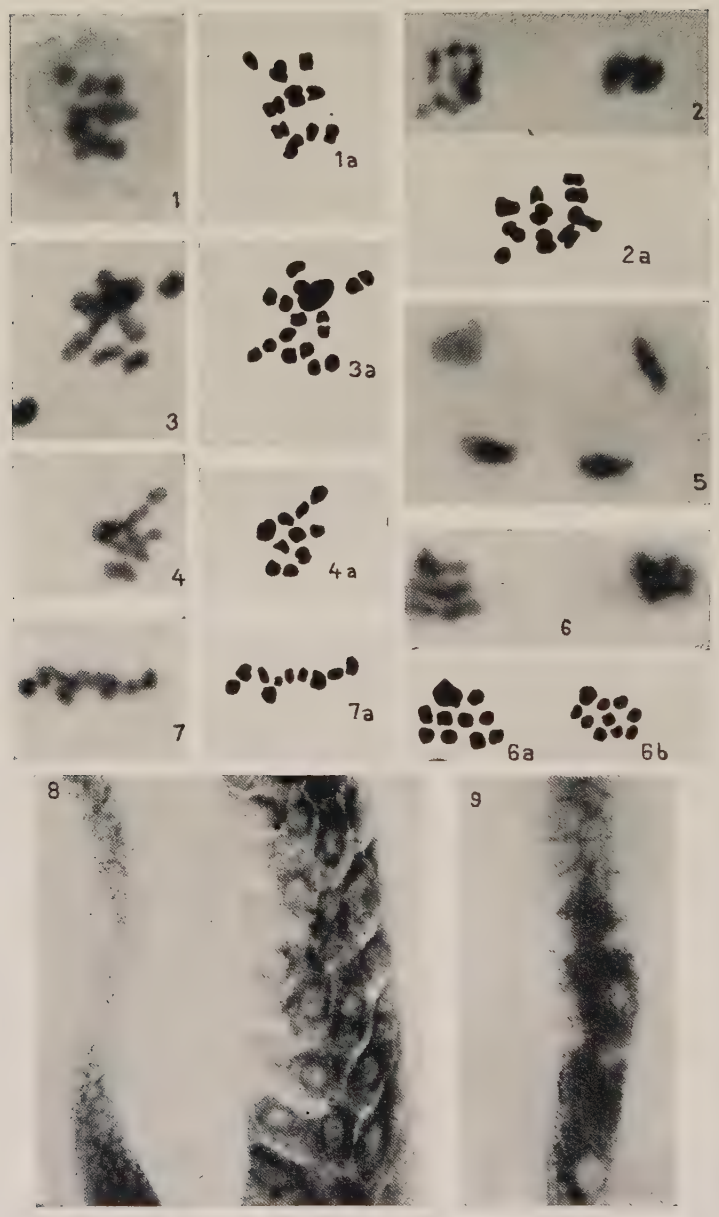

6

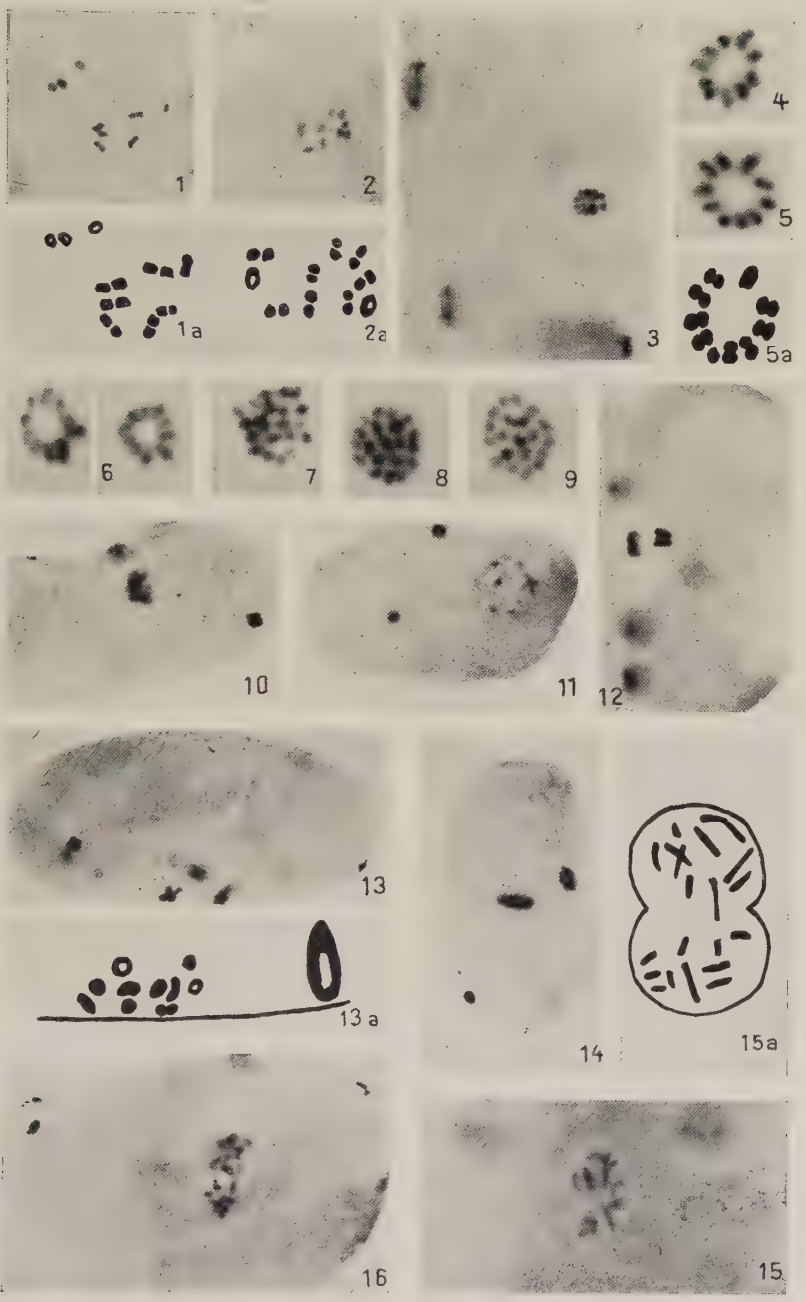
6a

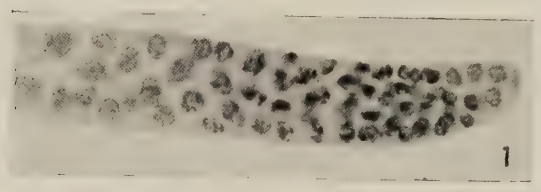
7

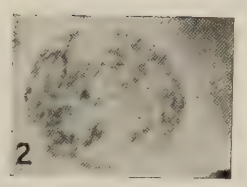

8

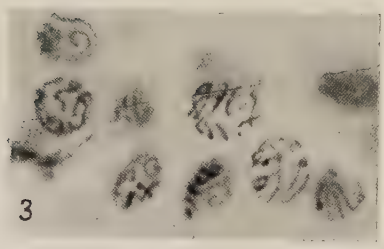
9

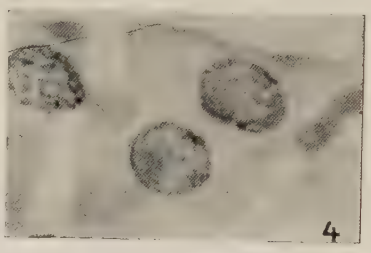

1
1a
2
2a
3
3a
4
4a
5
6
7
7a
6a
6b
8
9

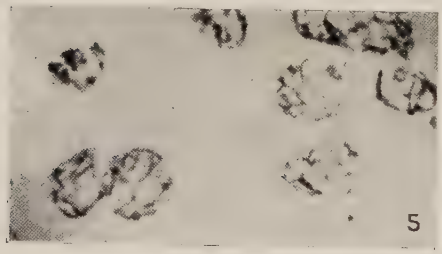

1
2
3
4
5
1a
2a
5a
6
7
8
9
10
11
12
13
13a
14
15a
16
15

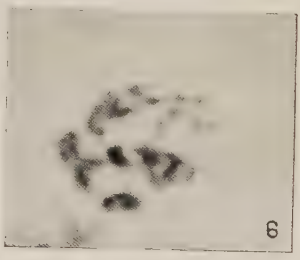

1

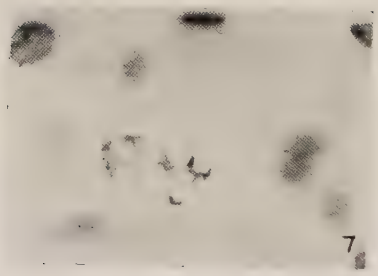

2

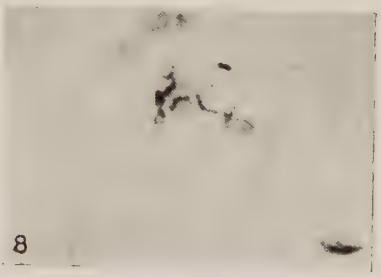

3

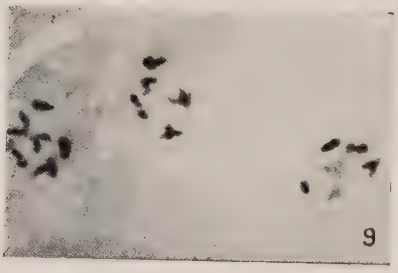

4


5


6


7


8


9

10

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE CHEZ LES NÉMATODES PHYTOPARASITES

Vu et approuvé :

Paris, le 11 juin 1948

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Jean CABANNES

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean SARRAILH

FACULTÉ DES SCIENCES

Nom du Candidat : NIGON

Prénom : Victor

Date de la Soutenance : .....

Numéro d'ordre : .....

NIGON (Victor). — Les modalités de la reproduction et le déterminisme du sexe chez quelques Nématodes libres. — *Paris*, Masson, 1949. In-8, 132 p., 13 fig., 15 pl.

Th. Sc. Nat. Paris, 1948. Sér. A-2277. N° 3148.

NIGON (Victor). — Les modalités de la reproduction et le déterminisme du sexe chez quelques Nématodes libres. — *Paris*, Masson, 1949. In-8, 132 p., 13 fig., 15 pl.

Th. Sc. Nat. Paris, 1948. Sér. A-2277. N° 3148.

NIGON (Victor). — Les modalités de la reproduction et le déterminisme du sexe chez quelques Nématodes libres. — *Paris*, Masson, 1949. In-8, 132 p., 13 fig., 15 pl.

Th. Sc. Nat. Paris, 1948. Sér. A. 2277. N° 3148.

NIGON (Victor). — Les modalités de la reproduction et le déterminisme du sexe chez quelques Nématodes libres. — *Paris*, Masson, 1949. In-8, 132 p., 13 fig., 15 pl.

Th. Sc. Nat. Paris, 1948. Sér. A-2277. N° 3148.

NIGON (Victor). — Les modalités de la reproduction et le déterminisme du sexe chez quelques Nématodes libres. — *Paris*, Masson, 1949. In-8, 132 p., 13 fig., 15 pl.

Th. Sc. Nat. Paris, 1948. Sér. A-2277. N° 3148.